АКАДЕМИЯ НАУК СССР



ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGITSHESKIJ JOURNAL

ТОМ VOLUME XXIII ВЫП. FASC. 4

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА ☆ 1944

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGITSHESKIJ JOURNAL

ОСНОВАН АКАД. А. Н. СЕВЕРЦОВЫМ FONDÉ PAR A. N. SEWERTZOFF

ВЫПУСК 4 ТОМ XXIII 1944

Адрес редакции: Москва, 9, ул. Герцена, 6, Институт зоологии Московского ордена Ленина Государственного университета им. М. В. Ломоносова, редакция Зоологического журнала, тел. К-1-57-21.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXIII 1944 ВЫП. 4

ХАЛИКОТЕРИЙ КАК БИОЛОГИЧЕСКИЙ ТИП

Академик А. БОРИСЯК

Палеонтологический институт Академии Наук СССР

Вымершие животные сохраняются в пластах земной коры лишь в виде скелетов, часто неполных. Восстановить животное по таким остаткам — тем более историю группы, к которой оно принадлежит,— сложная задача, требующая большой эрудиции исследователя. Эта задача тем труднее, чем более данное животное отличается от современных. Некоторые ископаемые скелеты, когда нет аналога среди современных животных, представляют настоящую загадку.

К числу таких загадочных форм принадлежат халикотерии. Долгое время, пока были известны лишь кисти их конечностей, их считали неполнозубыми, так как их копытные фаланги в виде могучих когтей напоминают когти ленивцев. Позднее, когда были найдены более полные остатки, оказалось, что остальной скелет и зубной аппарат халикотерия с несомненностью свидетельствуют о принадлежности этого животного к отряду копытных, именно к непарнокопытным, хотя, повторяем, конечные фаланги кистей его конечностей представляли не копыта, а когти. Такого животного мы не знаем среди современной фауны млекопитающих.

В известной монографии Холланда (Holland) и Петерсона (Peterson) [7] приведен полный список литературы по халикотериям с подробными аннотациями, дающими хорошее представление о ходе изучения халикотериев почти в течение целого века — с 1825 по 1914 г. В последующие годы халикотерии снова привлекали к себе внимание также преимущественно американских авторов [Матью (Matthew) [9]; Колберт (Colbert) [3, 4]]. Среди этой довольно обширной литературы русские работы насчитываются буквально единицами, так как в пределах нашей страны количество найденных остатков халикотериев было ничтожно. Только в самое последнее время был обнаружен достаточно обильный материал — именно на границе между нижне- и верхнетретичными отложениями Голодной степи (южный Казахстан) в слое конгломерата, состоящем из галек и костей и зубов млекопитающих. Извлеченные из конгломерата, эти кости оказались в большинстве принадлежащими крупному халикотерию, притом не одной, а нескольким особям. В конце концов, из «костяных галек» удалось составить почти полный сборный скелет и подвергнуть его изучению и детальному палеоэкологическому анализу, позволившему впервые научно подойти к выяснению образа жизни животного, а также осветить его филогенетические отношения [2].

При первом взгляде (рис. 1) в скелете халикотерия обращает на себя внимание довольно длинная шея и маленькая голова, а также более или менее удлиненные тонкие передние конечности и более короткие, иногда более массивные задние. Кисти конечностей — пальцеходящие (как у собаки); когти (вместо копыт) особенно хорошо выражены на передней конечности.

Более детальное рассмотрение скелета позволяет установить следующие особенности строения отдельных его элементов.

Череп у некоторых халикотериев имеет более длинную, низкую «лошадиную» форму, у других — более короткую «медведеобразную». Он несет признаки примитивных непарнокопытных (тапиров, древнейших титанотериев), но имеет и своеобразные, только халикотериям свойственные черты (например наличие двух глубоких впадин по бокам пресфеноида). Очень своеобразно строение шейного отдела позвоночника, как сказано, — удлиненного и в то же время очень мощного по сравнению с размерами черепа. При этом тела позвонков редуцированы, а невральные дуги хорошо развиты, плоские, с сильными зигапофизами. Такое строение говорит о сильных спинных мышцах шеи и сравнительно слабых брюшных — обратно тому, что имеет место у нормальных непарнокопытных. Остальные отделы позвоночника не представляют ничего особенного.

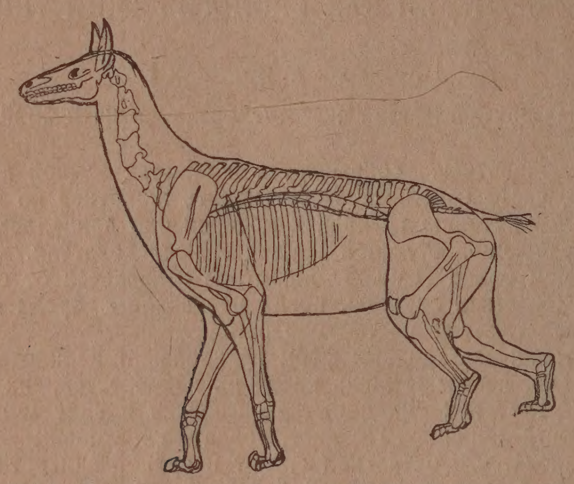


Рис. 1. Восстановленный скелет Phyllotillon batpakdalensis (Flerow) из третичных отложений Голодной степи

Крайне интересно строение передних конечностей халикотерия. Наиболее замечательно строение их кисти: из четырех ее пальцев только три сочленяются с запястьем; последний палец (мизинец) меньше всех остальных и у более специализированных форм сочленяется с проксимальной частью соседнего пальца. Такое строение не наблюдается ни у одного другого млекопитающего. Запястье у халикотерия невысокое, с небольшой узкой os magnum. Этот последний признак, между прочим исключает близость халикотериев к лошадям и сближает их с титанотериями, так как уже у древнейших представителей лошадей magnum крупная, низкая, плоская. Сочленение запястья с предплечьем представляет дугу, т. е. допускает значительные качательные движения кисти в стороны. Сочленение запястья с метаподиями глубоко ступенчатое. На передней стороне нижнего ряда запястных костей имеются крупные мозолистости, и такие же мозолистые бугры имеются на передней стенке проксимальных концов метаподий. Эти бугры свидетельствуют о сильном развитии мышц разгибателей передней ноги, тогда как обычно у всех копытных, как и вообще у млекопитающих, сильнее развиты сгибатели, потому что животное, когда идет или бежит, отталкивается от почвы, сгибая конечность; разгибатели же нужны для перенесения конечности на новое место вперед, т. е. для относительно гораздо меньшей работы. Соответственно у халикотерия более развиты передние, а не задние мышцы

лопатки. Таким образом, и в строении передней конечности мы видим особенности, обратные тем, какие имеются у нормальных копытных. Дистальные суставные поверхности метакарпалий представляют сферическую поверхность, как у хищных. Наконец, самую замечательную особенность представляет строение фаланг (рис. 2). Максимальными изменениями отличается второй палец, обычно наиболее развитой (отсутствие тридактилизма). У его первой фаланги суставная площадка для метакарпальной кости расположена не на проксимальном ее конце, а смещена на переднюю ее сторону (у других пальцев это смещение меньше, суставная площадка срезает передний край проксимального конца); другими словами, метакарпальная кость и ее первая фаланга расположены не по одной линии, а под прямым углом. Вторая фаланга часто срастается с первой. Копытная фаланга снова располагается под прямым углом ко второй и представляет мощный плоский треугольный коготь, имеющий сравнительно небольшое движение по второй фаланге. Таким образом, палец дважды изогнут под прямым углом, представляя весьма мощный крючок. Как сказано, фаланги других пальцев имеют те же особенности, но менее выраженные. Элементы пальцев мало подвижны, но шарообразная суставная поверхность дистального конца метакарпалий допускала большое движение пальца в целом.

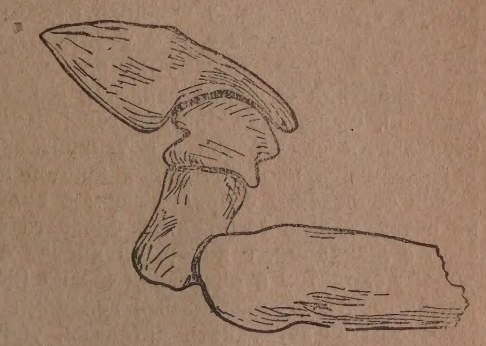


Рис. 2. Второй палец передней конечности Ph. b.

У задних конечностей имеются признаки той же специализации, но они менее выражены: у метатарсальных костей нет передних бугров, не у всех дистальная суставная поверхность имеет сферическую форму и т. д. С другой стороны, задние конечности представляют изменения в сторону большей массивности; плюсна у них низкая, астрагал почти без шейки, с прямым блоком, со слабым вырезом и т. д. Перед нами редкий случай расхождения специализации передней и задней конечностей. Стопа трехпалая, с наибольшим средним пальцем (тридактилизм), метатарсалии более или менее укорочены; специализация фаланг менее выражена, чем у передней кисти.

Постараемся теперь дать оценку охарактеризованным признакам. Они естественно распадаются на две категории: признаки, или точнее, изменения признаков, являющиеся результатом нарастающей специализации (приспособления к данной нише), и, с другой стороны, признаки, составляющие наследственную структуру, не изменяющиеся, принадлежащие всем представителям халикотериев. Эти последние признаки определяют принадлежность к группе; в данном случае они показывают, что из различных групп непарнокопытных халикотерии стоят ближе всего к титанотериям.

На это прежде всего указывает строение зубного аппарата, сходного с зубами древнейших, примитивнейших титанотериев, у которых коронка верхних коренных еще имеет поперечные гребни, соединяющие лабиальный гребень коронки с крупными лингвальными бугорками (протокон, гипокон); у позднейших титанотериев зубной аппарат претерпевает значительные изменения (коронки верхних коренных теряют поперечные гребни). У халикотериев же тип коронки коренных зубов сохраняется с удивительным постоянством, и единственным изменением у более позд-

них форм является увеличение гипсодонтности. В таком виде зубы халикотериев представляют высший листьеядный (browsing) тип. Они непригодны ни для жесткой травы, ни тем менее, для пищи с землей (клубни и т. п.), а годны исключительно для мягких листьев и ветвей; режущие края верхних и нижних коренных при смыкании действуют, как острые ножницы, а сильные внутренние бугры служат для перетирания ветвей и листьев. Точно так же строение черепа сходно с таковым древнейших титанотериев, у которых еще не было костных выростов (рогов), столь характерных для позднейших титанотериев.

В остальном скелете также нет элемента, который не представлял бы сходных черт с титанотериями. Так, несмотря на чрезвычайно своеобразную специализацию шейного отдела позвоночника, его атлант построен совершенно так же, как у титанотериев. Не говоря о мелких чертах сходства в строении лопатки, плеча, радиуса, ульны, особенно заслуживает внимания строение запястья и кисти: маленькая узкая и высокая magnum, очень своеобразная scaphoideum с нижним отростком, глубокоступенчатое сочленение с метакарпальными костями, расширенные ульнарные части проксимальных концов последних, наконец уже отмечавшееся сочленение с предплечьем в виде выпуклой дуги — все это черты, не оставляющие сомнения в близости обеих групп и исключающие родство с лошадьми, с которыми иногда сравнивают халикотериев по некоторому сходству в очертании черепа (некоторые реставрации изображали халикотериев с лошадиными головами и развивающейся гривой).

Чтобы не затруднять деталями, упомянем еще только симметричную trochlea бедра для patella, притом расположенную вертикально, а не наклонно, и ряд сходных черт у плюсны и предплюсновых косточек. Вообще, задняя кисть представляет больше сходства с титанотериями, так как она менее специализирована, чем передняя (например, задняя кисть обнаруживает явный тридактилизм, который исчез у передней кисти халикотериев).

Итак, целый ряд признаков строения скелета с несомненностью устанавливает родственную связь халикотериев с титанотериями; более точно некоторые признаки указывают на связь их с древнейшими титанотериями. Другими словами, мы имеем здесь подтверждение установленного Копом «закона неспециализированного»: этот закон говорит, что отщепление новой ветви происходит обыкновенно от наименее специализированных представителей группы.

Переходим к признакам второй категории, т. е. связанным с специфическим приспособлением халикотериев.

Те черты специализации скелета халикотериев, которые мы рассматривали выше, появляются, естественно, не сразу; у древнейших их представителей из эоценовых слоев Америки и Азии и даже у олигоценовых форм Европы и Азии они выражены гораздо слабее. Таким образом, мы можем сказать, что специализация халикотериев нарастала постепенно, по мере приспособления к условиям их существования. Что же это были за условия, при которых выработалось такое необычное строение?

Уже с первых шагов изучения остатков халикотериев делались попытки истолкования их образа жизни, высказывались предположения, нередко весьма противоречивые. Так, строение их конечностей объяснялось то роющим образом жизни, то карабканьем или цеплянием за ветви, в целях их пригибания, и т. п. [1, 6, 8, 9 и др.]. В результате столкновения мнений и критического рассмотрения различных предположений некоторые из них отпали, другие укрепились. Однако только подробный морфологический анализ скелета может дать более прочные основы для экологической характеристики животного.

Что же говорит строение скелета? Мы видели выше, что шея и передние конечности халикотерия построены обратно тому, что имеет место у нормальных копытных: у шеи наибольшее развитие имели не

брюшные мышцы, а спинные, другими словами — голова тянула шею не вперед и вниз, а каким-то образом вверх и назад — не к земле, а к спине животного. Точно так же при перемещении животного главное усилие передней конечности было при ее движении вперед, а не при движении назад (отталкивание от почвы).

Такие условия могут осуществиться лишь в том случае, если тело животного находится в вертикальном положении. Представим себе, что животное вскарабкалось передними конечностями по коре дерева, как это делает коза, когда хочет полакомиться листьями больших деревьев. При взбрасывании передних конечностей, передвигающихся («идущих») по стволу дерева, будут действовать передние мышцы (разгибатели) всей конечности, от кисти до лопатки. Голова при этом поднята вверх и отгибается назад, чтобы захватить наиболее высокие и далекие (от ствола) листья, т. е. шея пригибается к спине, а не к земле, как это и было предположено выше. Строение скелета делает несомненным, что именно таково было нормальное положение животного во время питания (рис. 3). Все детали строения подтверждают справедливость такого толкования. Для цепляния — хождения по стволу (не обнимания ствола — этого халикотерий не мог сделать) идеально приспособлена кисть передней конечности: коготь второго пальца представляет мощный крючек, который тем более впивается в кору дерева, чем большая тяжесть на него нажимает[1]. Остальные пальцы помогают держаться за кору: легко подвижные, они, каждый в отдельности, могут менять место и отцепляться. Сильные разгибатели ноги не только взбрасывают ногу вверх, но и укрепляют кисть и локоть, препятствуют подгибанию. Сочленение предплечья с кистью по дуге способствует легким боковым движениям кисти, приноравливающейся к наиболее удобному положению на стволе.

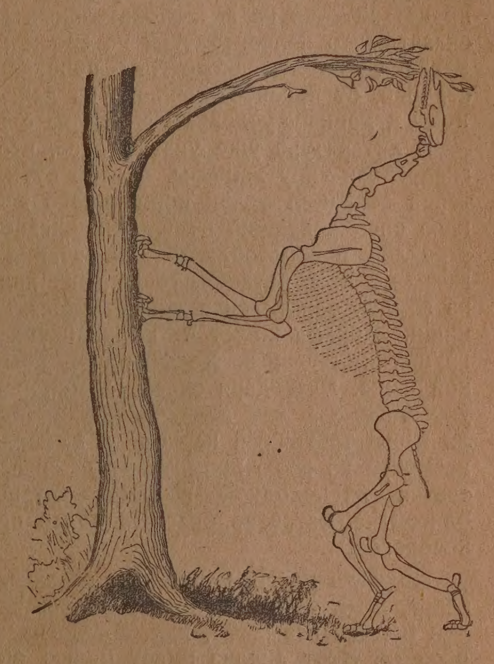


Рис. 3. Положение скелета Ph. b. при питании

О строении шейного отдела позвоночника в связи с откинутой вверх и назад головой было сказано выше. Приспособлением для облегчения работы шеи можно считать небольшие размеры головы.

Нарисованную картину дополняет строение задних конечностей. При описанном положении животное стояло на земле только на задних ногах. Этим объясняются их отличительные черты — они построены, как у тяжеловесных форм, несмотря на относительную легкость остального скелета: они массивнее передних — у позднейших форм настолько массивны, что их сравнивают с ногами мастодонта; их астрагал уплощен и надвинут на cuboideum; метатарсалии укорочены; в то же время кисть представляет меньшую специализацию, чем у передней конечности,—

---

[1] По этому принципу устроены проволочные платяные крючки, втыкаемые в стенку и выдерживающие любую одежду.

менее развиты когти и хорошо выражен тридактилизм, у передней кисти нарушенный особой функцией второго пальца.

Таков биологический тип халикотерия, как он вырисовывается на основании анализа строения скелета. Этот своеобразный тип явился результатом биологической координации некоторых его органов, т. е. отбора независимых, координируемых внешними условиями изменений этих органов (в данном случае шейного отдела и конечностей). Так как специализация халикотериев выражена в разной степени у различных их представителей из последовательных геологических слоев, то мы можем сказать, что палеонтология на своем материале оживляет процесс образования биологического типа, прослеживая его шаг за шагом, стадия за стадией, от приспособленного на данной стадии к более приспособленному к данным условиям среды на следующей стадии и т. д.

В литературе уже указывалось, что биологический тип халикотерия аналогичен типу жирафы, однако пути приспособления их иные. Халикотерий сохранил облик нормального млекопитающего и приобрел крайнюю специализацию отдельных органов. У жирафы весь скелет перестроился, приспособляясь для питания листьями древесных крон, как бы застыл в позе питания, тогда как халикотерий, спустив передние ноги на землю, обратился в «нормальное» копытное. Вероятно различны и их ниши. Жирафа живет в африканских саваннах — степях с отдельными группами деревьев. Халикотерии, повидимому, обитали в глухой лесной чаще. Благодаря своей высокой приспособленности к этой нише укрывшиеся в ней халикотерии, не имея конкурентов, просуществовали весь третичный период и вымерли только в четвертичное время, несмотря на свою примитивную «наследственную основу». Что же касается их исходной группы — титанотериев, то они вымерли уже в олигоцене, встретив опасных (более приспособленных) соперников в лице носорогов.

Подводя итоги, мы можем сказать, что задачей научного изучения ископаемых остатков является прежде всего морфо-экологический, или, как мы его называем, палеобиологический анализ строения ископаемого скелета. Этот анализ имеет целью оценку признаков, которая ведет к выделению двух их категорий: признаков, унаследованных от предков, без изменения проходящих через всех представителей данной группы, и признаков, иллюстрирующих нарастающую специализацию в процессе приспособления к той нише, которую занимает данная группа. Эти последние признаки позволяют составить экологическую характеристику животного, которому изучаемый скелет принадлежал, восстановить его биологический тип; данная характеристика является основой его реставрации.

Описанная работа является подготовительной ко второй важнейшей, основной задаче палеонтолога — восстановлению конкретных филогенетических отношений данной формы. Путь к этому — сравнительное изучение восстановленных указанным выше образом представителей данной группы. Такое изучение позволяет построить их филогению, а следовательно и филогенетические отношения каждой формы по отношению к остальным представителям группы, другими словами — определить место каждой формы в общем родословном древе.

На примере халикотериев постараемся ознакомиться и с этой, повторяем, важнейшей стадией работы палеонтолога.

Уже говорилось, что своеобразная специализация халикотериев приобретается постепенно: различные представители их — а их известно немного, однако в общей сложности до двух десятков форм из слоев различного возраста — обнаруживают разную степень специализации, тем большую, чем к более позднему времени они относятся. Это отнюдь не надо понимать так, что они образуют одну непрерывную линию постепенных изменений. Наоборот, каждая форма представляет особенности,

разобраться в которых тем труднее, что большинство из них представлено фрагментарными остатками. В чем состоят эти особенности? Прежде всего обращает на себя внимание очертание коронки коренных зубов: у одних форм коронки почти квадратные, у других они вытянуты в длину. По этому признаку обычно и строили классификации халикотериев. Были попытки связать различия в строении зубов с различиями в строении элементов скелета. Но, как уже говорилось, остатков скелетов мы знаем очень немного, и сопоставления были случайными. Новый материал, который доставило наше местонахождение из третичных отложений Голодной степи (Бет-пак-далы), доказал неправильность делавшихся ранее сопоставлений: оказалось, что по деталям строения скелета все формы Старого света очень сходны между собой независимо от того, имеют ли они короткие или длинные коронки коренных зубов. И наоборот, североамериканские формы, имеющие такие же длинные коронки коренных, как некоторые формы Европы и Азии, отличаются от последних особенностями скелета.

Таким образом, правильнее будет предположить, что, отделившись от титанотериев в эоцене, халикотерии развились далее в виде двух стволов — один в Старом свете, а другой — в Новом. При этом каждый из двух стволов в свою очередь делился на ветви; по крайней мере для европейских форм отчетливо намечаются две ветви, отличающиеся друг от друга строением коронок коренных зубов. Это — все, что мы имеем право утверждать сейчас на основании известного нам материала. На самом деле история халикотериев была сложнее: были еще ветви, в особенности в начале их истории, быстро отмиравшие, без потомства, как на это намекают некоторые факты. Такова самая общая схема филогенетического древа халикотериев, как она может быть сейчас намечена. Она представляет пучок ветвей, число которых будет увеличиваться по мере поступления новых материалов, т. е. подтверждает закон дивергенции, или адаптивной радиации.

Переходим теперь к вопросу об определении места отдельных форм на этом древе — об их конкретных филогенетических отношениях.

Каждая ветвь родословного древа халикотериев представляет определенное направление в их развитии. Положение данной формы на древе обусловливается, во-первых, ее принадлежностью к той или другой из намеченных ветвей (т. е. направлением развития, которым она характеризуется), и, во-вторых, степенью специализации в пределах этой ветви (направления). Направление специализации и степень специализации, как две «координаты», совершенно конкретно определяют положение каждой формы на древе.

Для иллюстрации приведем краткие сведения о наиболее известных представителях халикотериев.

Самым древним их представителем является Eomoropus amarorum [10] из среднего эоцена Северной Америки — небольшое животное (размерами с овцу), еще слабо специализированное: шейные позвонки еще не обнаруживают изменений, метакарпальные же кости уже получили характерные очертания и строение суставных поверхностей, но еще не имеют мозолистых бугров на передней стороне проксимальных концов. Еще меньшие изменения обнаруживают кости задней конечности (кисти).

Из эоценовых отложений Азии известны отдельные зубы, которые мало говорят о положении форм, которым они принадлежали: будут ли это представители Eomoropus или каких-либо новых родов. В конце эоцена в Азии (Монголии) существовала довольно хорошо представленная форма Grangeria, настолько своеобразная по строению зубного аппарата и конечностей, что ее надо рассматривать как принадлежащую одной из упомянутых ранних боковых ветвей, не имевших длительного существования.

В олигоцене халикотериев представляет Schizotherium (несколько

видов), принадлежавший основному европейскому стволу. К сожалению, остатки схизотериев очень скудны. Все же они позволяют констатировать такой важный факт, как появление впервые у некоторых их представителей удлинения коронки коренных зубов (Sch. modicum); в это время совершается, очевидно, разделение ветвей короткозубых и длиннозубых форм. Схизотерии все еще мелкие животные.

В конце олигоцена или в начале миоцена в Средней и Южной Азии существовали уже крупные представители длиннозубых халикотериев, образовывавшие род Phyllotillon [11], к которому относится и форма из Голодной степи, Ph. betpakdalensis [2, 5], являющаяся в настоящее время, благодаря обилию материала, одним из наиболее хорошо известных халикотериев. Бетпакдалинский халикотерий имеет уже все характерные признаки специализации, описанные выше. В то же время немногие известные кости тургайского схизотерия (из среднего олигоцена), Sch. turgaicum, представляют замечательное сходство с костями бетпакдалинского халикотерия, только значительно меньших размеров; мы имеем здесь пример форм, принадлежащих одной ветви и представляющих различную степень специализации, определяющую их положение на этой ветви.

Другой представитель рода Phyllotillon жил одновременно в долине р. Инда [11].

Несколько позднее Ph. betpakdalensis, в миоцене, в Северной Америке существовала также длиннозубая форма — Moropus elatus [7], по степени специализации отвечающая Phyllotillon, крайне сходная по строению зубов, но представляющая много отличий в строении различных элементов скелета. Moropus является представителем американского ствола халикотериев.

В миоцене же в Европе жил Macrotherium, также достаточно полно сохранившийся. Macrotherium является представителем короткозубой ветви евразийских халикотериев. Несмотря на иное строение зубного аппарата, макротерий по строению скелета гораздо ближе к длиннозубым Phyllotillon, чем американский длиннозубый Moropus. Таким образом, макротерий и филотилон принадлежат одному европейскому стволу, хотя и различным его ветвям, тогда как моропус принадлежит другому — американскому стволу.

В плиоцене обе ветви европейского ствола представлены самыми крупными формами. Длиннозубых представляют Ancylotherium [6] (из пикермийской фауны Греции), с настолько массивными задними конечностями, что они напоминают конечности мастодонта. Четвертичный представитель этой ветви Postschizotherium, характеризуется крайним типом гипсодонтности зубов. Ветвь с короткими зубами также имеет крупных представителей в плиоцене и в четвертичное время.

Такова картина фактической истории халикотериев, как она может быть восстановлена в настоящее время. Ископаемый материал по халикотериям очень скуден, и потому не может быть и речи об исчерпывающем «древе» со всеми его ветвями и веточками: мы имеем каких-нибудь полтора десятка форм, представляющих небольшие кусочки, точнее — отдельные точки некоторых ветвей. Задачей палеонтолога является с возможной точностью, на основании охарактеризованных выше «координат», установить места этих точек на ветвях, которым они принадлежали,— там, где эти ветви располагались бы, если бы мы имели полный материал, а установить их места, это и значит установить конкретные (фактические) филогенетические отношения отдельных известных нам форм, как это и было сделано выше для халикотериев.

Установление мест отдельных «точек» еще не дает, однако, основания соединять этих точки линиями, как это обыкновенно делается: линия указывала бы на непосредственное родство, т. е. происхождение одной формы от другой, что в подавляющем числе случаев не может

быть доказано. Для халикотериев в одном только случае можно было указать на несомненную принадлежность двух форм одной ветви, выражающих различную степень специализации этой ветви (Sch. turgaicum и Ph. betpakdalensis). Но принадлежность их одной ветви еще не означает непосредственного происхождения одной от другой, так как и сама ветвь обыкновенно ветвиста. Чтобы избежать соединения линиями и в то же время отметить близость (принадлежность одной ветви), применяют оконтуривание, в виде более или менее удлиненных листьев; близ-

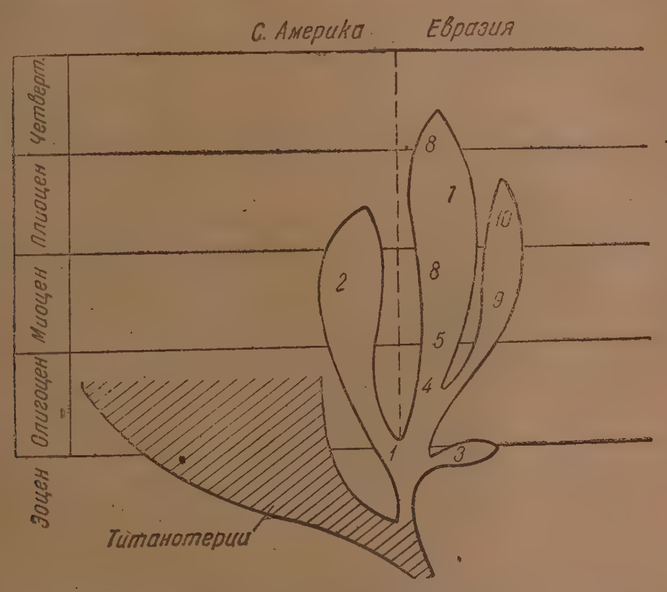


Рис. 4. Филогенетическая схема халикотериев. *1* — Eomoropus; *2* — Moropus; *3* — Grangeria; *4* — Schizotherium; *5* — Phyllotillon; *6* — Metaschizotherium; *7* — Ancylotherium; *8* — Postschizotherium; *9* — Chalicotherium; *10* — Nestoritherium

кие формы в соответствующем положении лежат на площади такого листа (рис. 4).

На примере халикотериев мы проследили различные этапы работы палеонтолога и можем теперь составить себе некоторое представление о том, что способна дать палеонтология для восстановления фактической истории органического мира по ископаемым остаткам. Мы видели, как в результате тщательного изучения выясняется экологическая характеристика животного, которому принадлежал скелет; вместе с тем восстанавливается его внешний облик; а после сравнительного изучения других представителей той же группы устанавливаются и филогенетические отношения между этими формами. Так как эти отношения восстанавливаются на основе фактических исторических документов, то мы называем их фактическими или конкретными филогенетическими отношениями.

Ископаемые остатки не полны, и совершенно ясно, что одна палеонтология не может дать всей истории животных и растений; она должна опираться при этом на данные других биологических наук, изучающих современный органический мир. Но это не снимает ее основной, руководящей роли в этой общей работе, поскольку она одна обладает фактическими историческими данными: ее построения являются проверкой фактами построений других биологических дисциплин.

При этом надо иметь в виду, что палеонтология далеко еще не сказала своего последнего слова. Палеонтология очень отстала по сра-

внению с другими биологическими науками, так как не только до Дарвина, но в лице большинства своих работников и после Дарвина она была и остается подсобной геологической дисциплиной, где к ней предъявляют очень односторонние требования. Поэтому возможности палеонтологического материала для освещения биологических проблем для многих групп ископаемых еще только начинают выясняться. В деле перестройки палеонтологии из подсобной геологической дисциплины в крупную биологическую науку советская палеонтология идет на первом месте.

Литература

1. Abel O., Studien über die Lebensweise von Chalicotherium, Acta Zoologica, 1, 1920.— 2. Борисяк А., Новый представитель халикотериев из третичных отложений Казахстана, Труды Палеонтологического ин-та (печатается).— 3. Colbert E. H., Classification of Chalicotheres, Am. Mus. Novitates, No. 798, 1935.— 4. Colbert E. H., Siwalik mammals, Trans. Americ. Philos. Soc., 1935.— 5. Флеров К. К., Об остатках Ungulata из Бетпакдалы, ДАН, № 1—2, XXI, 1938.— 6. Gaudry Alb., Animaux fossiles et géologie de l'Attique, 1869.— 7. Holland W. a. Peterson C., The Osteology of Chalicotheroidea, Mem. Carnagie Mus., VIII, 1914.— 8. Koenigswald G. H. R., Metaschizotherium Fraasi, Palaeontographica, Suppl., Bd. VIII, 1932.— 9. Matthew W. D., Critical observations upon siwalik mammals, Bull. Am. M. N. H., LVI, Art. VII, 1929.— 10. Osborn H. F., Eomoropus, an american eocene Chalicothere, Bull. Am. Min. H. H., XXXII, 1913.— 11. Pilgrin G.. The vertebrate fauna of Goisetics, Pal. indica, № 1, v. IV, Mem. 2, 1912.

CHALICOTHERES-PHYLLOTILLON BETPAKDALENSIS (FLEROW) AS A BIOLOGICAL TYPE

By A. BORISSIAK

Institute of Palaeontology of the USSR Academy of Sciences Moscow

SUMMARY

A description is given in the present paper of the new findings of skeletal remnants of Chalicotheres from the tertiary deposits of the Golodnaya Step (Bet-Pakdal), in Southern Kasakhstan.

An almost complete skeleton of Phyllotillon betpakdalensis (Flerow) (fig. 1) is reconstructed from a study of several skeletons. The first attempt is made to elucidate through a detailed palaeontological analysis the mode of life and the phylogenetic relationships of this interesting Perissodactyl. Most of the characters of the skeleton structure indicate the kinship of the Chalicotheres to the ancient Titanotheres and not to the horses as it has been previously held. However, the peculiarities of structure of the cervical vertebra, dental apparatus and fore-limbs (fig. 1 a. 2) justify the conclusion as to a peculiar specialization to a particular mode of nutrition on foliage by climbing the trees with the fore-limbs (fig. 3). A phylogenetic scheme (fig. 4) of Chalicotheres and their relationship to Titanotheria is presented. The opportunity is taken to demonstrate the successive stages of work of the palaeontologist in studying fossil remnants.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIII 1944 ВЫП. 4

ПОЧВА КАК СРЕДА ПЕРЕХОДА БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ОТ ВОДНОГО ОБРАЗА ЖИЗНИ К НАЗЕМНОМУ В ПРОЦЕССЕ ЭВОЛЮЦИИ

М. С. ГИЛЯРОВ

Институт эволюционной морфологии Академии Наук СССР им. А. Н. Северцова

Если происхождение наземных животных от водных предков в свете эволюционного учения не вызывает сомнения, то пути перехода от водного образа жизни к наземному, особенно в отношении большинства групп беспозвоночных, остаются неосвещенными. Вопросы о переходе животных от водного образа жизни к наземному разрешались почти исключительно морфологами, методами сравнительной морфологии.

Для выяснения возможных реальных путей перехода от водного образа жизни к наземному большую помощь может оказать привлечение экологического метода, выяснение возможных смен среды обитания при таком переходе.

Для разрешения экологической стороны проблемы важно прежде всего выяснить основные различия условий существования животных в водной среде и на суше. Наиболее существенными являются различия условий дыхания и угроза гибели от высыхания на суше. Количество кислорода в воздухе значительно выше, чем его содержание в растворенном виде в воде. Переход к дыханию кислородом воздуха для водных форм осложняется в основном высыханием дыхательных органов, от которого извлеченные на сушу водные животные погибают ранее, чем от общей потери воды.

Поэтому, увлажняя дыхательные органы извлеченных на сушу водных животных, даже таких специализированных, как рыбы, часто можно значительно удлинить продолжительность их существования вне водной среды. Многие типично-водные организмы со специализированными органами водного дыхания, обладающие приспособлениями для удерживания в течение длительного времени воды в дыхательной полости, способны долго находиться вне воды и даже активно ее покидать, выходя на сушу. Таковы общеизвестная рыба ползун (Anabas scandens), речной рак, многие морские десятиногие раки и т. д.

Таким образом, основным препятствием к существованию на суше водных организмов является высыхание, в первую очередь дыхательных органов. Самый же процесс газообмена в органах водного дыхания может происходить и в воздушной среде, особенно у водных форм со слабо дифференцированными дыхательными аппаратами, не производящих сложных дыхательных движений. Переход подобных форм от водного образа жизни к наземному легко себе представить через среду с воздухом, насыщенным водяными парами,— условия, позволяющие дышать кислородом воздуха при практическом отсутствии потери влаги за счет испарения. Для многих групп беспозвоночных такой средой, обеспечившей возможность постепенного приспособления к воздушному дыханию, была, повидимому, почва.

Различают три состояния воды в почве: гравитационную, капиллярную и гигроскопическую влагу. Воздух в почве насыщен водяными па-

рами. Лишь в сравнительно редких случаях в аридных условиях и только в верхних горизонтах, когда почва теряет не только гравитационную и капиллярную влагу, но начинает терять и гигроскопическую влагу, относительная влажность воздуха в почве становится ниже 100%. Поэтому в почве потери воды организмами от высыхания минимальны; такие же типичные обитатели почвы, как Collembola, Thysanura, Enchytraeidae, или даже личинки щелкунов и хрущей почти в такой же степени чувствительны к высыханию, как и водные формы, и, будучи извлечены из почвы, быстро погибают.

Вообще почва как среда обитания имеет много общего с дном водоемов; недаром многие почвоведы рассматривают дно водоемов как частный случай почвы. И, наоборот, гидробиологи почвенную воду иногда рассматривают как пример специфических водоемов [1]. Особенно ярко проявляется условность различий дна и почвы в литорали и в случае временных пересыхающих водоемов, когда одна и та же площадь периодически меняет свой аспект, становясь то типично водным, то наземным биотопом. Обитающие в таких биотопах наземные организмы способны переносить более или менее длительное затопление участка, а водные — пересыхание, вследствие чего экологическая характеристика биотопа в период наблюдения должна даваться не по видовому составу обитателей, а лишь по сравнительной активности различных форм при проведении учета.

С экологической точки зрения почва как среда, в которой возможно дыхание атмосферным воздухом без угрозы быстрой гибели от высыхания, является промежуточной между водной и воздушной средой.

Ниже мы рассмотрим встречаемость представителей различных групп животных в водной среде и на суше, выделяя почву как специфическую самостоятельную среду (в отличие от открытой воздушной среды).

Среди Protozoa нет настоящих наземных форм — все простейшие обитают либо в водоемах (хотя бы таких незначительных по объему, как капли воды в трещинах коры деревьев), либо в почве. Обитающие в почве Protozoa находятся в адгезированном к почвенным частицам состоянии, в пленках воды. Специфических форм простейших, не встречающихся в пресных водоемах, в почве нет [9].

Среди свободно живущих плоских червей (Turbellaria) большинство — водные формы и лишь немногие — тропические виды — обитатели почвы [1,4]. Свободноживущие круглые черви (Nematodes) — либо водные формы, либо обитатели почвы (нередко из почвы переходящие в растительные ткани). В классе кольчатых червей (Annelides) многощетинковые Polychaeta — преимущественно морские [1], а Oligochaeta — пресноводные, почвенные или тесно связанные с почвой формы.

В типе членистоногих большинство представителей ракообразных (Crustacea) — водные формы. Водными являются все низшие раки (Entomostraca). Среди Malacostraca лишь в отряде равноногих Isopoda (в котором огромное большинство семейств включает морские формы и несколько — пресноводные) имеется наземное семейство Oniscidae, представители которого почвенные или тесно связанные с почвой формы (Porcellio, Armadillidium, Haplophtalmus [6]).

Частичный переход к наземному образу жизни (и именно через почву) наблюдается и у некоторых десятиногих раков [2] (Cambarus spp., Coenobita rubescens Greef., Birgus latro Kbst., тропическое сем. Gecar-

---

[1] В почве мангровых зарослей Зондских островов обитают перешедшие к воздушному дыханию полихеты: Lycastis vivax Pflugf., Nereis vitabunda Pflugf. [5]. Для этих полихет характерно заметное утолщение кутикулы, особенно мощной на голове. Дальше всех других полихет вглубь суши проникает Lycastopsis amboinensis Pflugf., живущая, как Peripatus и Myriapoda, под мертвыми листьями [4].

[2] Для некоторых ракообразных характеристика перехода от водного образа жизни к наземному дана Хармсом (Harms [3]).

cinidae) [6]. Из типично дышащих воздухом членистоногих низшие представители, как Protracheata,— формы, типично связанные с почвой.

Типично почвенными обитателями являются и наиболее низкоорганизованные из многоножек — Symphyla. Преобладают почвенные формы и среди тысяченожек — Diplopoda [1].

Среди Chilopoda огромное большинство видов тесно связано с почвой и является типичными геобионтами. Лишь сравнительно немногие более высоко организованные, как, например, Scutigera, обитают на открытом воздухе, причем даже в сухих местностях.

Среди насекомых низшие формы — Apterygota — обитатели почвы или экологически сходных с почвой субстратов (мох и т. п.).

Если принять, что при смене видом стаций в течение онтогенеза старейшей для данного вида является та, в которой откладываются яйца, интересно, что для менее специализированных представителей Pterygogenaea характерно развитие различных групп именно в почве.

В почве развиваются яйца большинства саранчовых (Acridoidea), сверчковых (Grylloidea) и многих кузнечиковых (Tettigonoidea), из прямокрылых (Orthoptera) — Saltatoria.

Среди Rhynchota (хоботных) развитие в почве характерно для Cicadidae, одного из сравнительно мало специализированных семейств. Прохождение стадии яйца и личиночной стадии в почве свойственно представителям более примитивных групп и среди жуков — для всех наземных Adephaga и более низко организованных представителей Polyphaga.

Даже в пределах таких высоко специализированных семейств, как, например долгоносики (Curculionidae), для более примитивных короткохоботных (Adelognathi) характерно развитие ювенальных стадий в почве; из длиннохоботных (Phanerognathi) в почве развиваются менее специализированные (например Cleonini) и лишь более специализированным Phanerognathi (Centhorrhynchini, Balanini etc.) свойственно развитие в растительных тканях. Подобных примеров можно привести много.

Таким образом, для принимаемого А. Н. Северцовым [7] филогенетического ряда Annelida — Myriapoda — Insecta легко представить себе наиболее вероятный с экологической точки зрения переход от водного образа жизни через обитание в грунте водоема и потом последовательно через грунт литорали и почву к наземному образу жизни в буквальном смысле слова, к освоению воздушной среды.

Такой путь перехода от водного образа жизни к наземному мог обеспечить последовательное развитие органов воздушного дыхания и приспособлений к защите от высыхания и поэтому более вероятен, чем прямой выход из воды на поверхность суши. С экологической точки зрения происхождение современных Insecta — Pterygogenaea от групп, напоминающих Apterygota [гипотеза Борнер (Borner)], значительно более вероятно, чем выведение всех Pterygogenaea от водных форм типа Palaeodyctioptera («Protentomon» Handlirsch) и выведение насекомых от трилобитов [2]. Черты несомненного морфологического сходства насекомых и Myriapoda (напр. Collembola и Symphyla) [2] подтверждают большую вероятность гипотезы происхождения насекомых от многоножек, укладывающегося в стройный экологический ряд смен местообитаний.

То, что воднодышащие в личиночной стадии группы современных насекомых являются вторично водными формами, доказывается хотя бы наличием у личинок развитой трахейной системы, соединяющейся с трахейными жабрами.

---

[1] Только среди Diplopoda, обитающих во влажных тропических лесах, имеются виды, менее связанные с почвой, обитающие на деревьях.

[2] Это не исключает возможности происхождения насекомых от разных групп близких к Myriapoda членистоногих и вторичного упрощения строения современных Apterygota.

Интересно, что при обратном, вторичном переходе водных насекомых к наземному образу жизни переход этот совершается именно через почву. Так, например, среди длинноусых двукрылых (Diptera — Nematocera) в сем. Chironomidae, личинки большинства представителей которого являются водными формами, некоторые вторично переходят к наземному образу жизни, встречаясь во влажной почве (например, Pseudorthocladius curtistylus Goet. и Smittia gynocera Edw.).

Вообще для многих семейств насекомых характерно наличие как представителей, развивающихся в почве, так и представителей, развивающихся в воде. Таковы, например, Tipulidae и Tabanidae. Во многих случаях близко родственными бывают семейства, в которых развитие личинок протекает в почве и в воде (например Carabidae и Dytiscidae среди Coleoptera — Adephaga).

Приведенные соображения показывают, что для многих групп беспозвоночных экологически наиболее вероятен переход к наземному образу жизни через почву.

Переход к наземному образу жизни брюхоногих моллюсков происходил, повидимому, другим путем. Наличие у водных форм Gastropoda раковины, первичной функцией которой является, видимо, защита тела от механических повреждений (при прибое и т. д.), но предохраняющей и от высыхания, позволяет водным моллюскам оставаться в течение довольно долгого времени вне воды (например при отливах).

Переход современных наземных Pulmonata к жизни в почве, делающей ненужной раковину как приспособление к защите от высыхания, приводит к ее редукции (у голых слизней родов Agriolimax, Arion и др.).

Переход же большинства групп беспозвоночных к наземному образу жизни совершался вероятнее всего через почву — среду, имеющую промежуточный характер между водной и воздушной.

Литература

1. Зернов С., Общая гидробиология, М.— Л., 1937.— 2. Handlirsch A. Schröder Chr., Hb. d. Entomologie, Bd. 3, 1925.— 3. Harms J. W., Wandlungen des Artgefüges, Leipzig, 1934.— 4. Hertwig R., Lehrb. d. Zoologie, Jena, 1910.— 5. Pflugfelder O., Zool. Anz., Bd. 105, 1933.— 6. Reh-Sorauer, Hb. d. Pflanzenkrankheiten, Bd. IV, 1932.— 7. Северцов А. Н., Главные направления эволюционного процесса, М.— Л., 1934.— 8. Shelford V., Laboratory and field ecology.— 9. Waksman S., Principles of soil microbiology, Baltimore, 1927.

THE SOIL AS THE ENVIRONMENT OF INVERTEBRATES' MIGRATIONS FROM AQUATIC TO TERRESTRIAL HABITATS IN THE COURSE OF EVOLUTION

By M. S. GHILAROV

SUMMARY

The most important differences between the conditions of existence in water and in air are the differences in the respiration conditions and the danger of injury by desiccation on land.

The migration of animals from aquatic to terrestrial habitats is possible through the environment with the air saturated with water vapour. Such a medium for many invertebrates could be evidently the soil, where there is practically no danger of desiccation and the respiration through atmospheric oxygen is possible.

In the groups of invertebrates, whose representatives are both aquatic and terrestrial a considerable part of terrestrial ones are soil inhabitants.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIII 1944 ВЫП. 4

ВРЕМЯ ОХОТЫ И ПРОХОДИМЫЙ ХИЩНИКОМ ПУТЬ В СВЯЗИ С ПЛОТНОСТЬЮ ПОПУЛЯЦИИ ЖЕРТВЫ

В. С. ИВЛЕВ

Всесоюзный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии

Расход энергии, связанный с добыванием определенного количества пищи, при прочих равных условиях определяется степенью насыщенности данной пищей некоторого, доступного для добывающего животного пространства. Следовательно, при наличии системы — хищник → жертва, энергетические затраты хищника будут обусловлены плотностью популяции жертв в ареале его охотничьих возможностей.

Мыслим случай, когда энергия, затрачиваемая на добывание пищи, может равняться или быть даже меньше, чем энергетический эффект, получаемый от соответствующего рациона, сводя к нулю пользу от данной охоты. Таким образом, баланс, слагаемый из энергии, расходуемой хищником на добывание пищи, и из энергии, получаемой в результате поглощения пищи, является одним из основных количественных эколого-физиологических показателей.

Не имея в настоящее время возможности получить указанный баланс в абсолютных энергетических единицах, мы попытались экспериментально определить расстояния, которые приходится преодолевать хищнику при добывании некоторого стандартного рациона в зависимости от плотности популяции жертв, а также отрезки времени, затрачиваемые на это добывание.

Подопытными объектами служили мальки волжской сельди (Caspialosa volgensis) и сазана (Cyprinus carpio).

1. Опыты с C, volgensis ставились в больших фарфоровых кюветах, площадью около 2200 см². Дно такой кюветы расчерчивалось на перенумерованные квадраты (длина стороны — 5 см). В кювету наливалось 5 л воды, следовательно, слой последней в кювете составлял примерно 2,5 см. Пищевым материалом для C. volgensis служили взрослые Cyclops, которые частично разводились в лаборатории, частично брались из водоема. За единицу плотности популяции Cyclops принималось содержание рачков, равное 40 экземплярам в 1 л воды.

Опыт заключался в следующем. Малек C. volgensis переносился в кювету с определенным содержанием пищевых объектов, и регистрировалось (при помощи секундомера) время, затрачиваемое на ловлю 25 циклопов; кроме того, на основании непрерывной записи номеров квадратов, через которые проходил малек, восстанавливалась длина пути, проделанного им для добывания указанного количества рачков. Так как малек, перенесенный в кювету, не сразу начинал питаться, за исходную точку принималось время и место поимки первой жертвы.

2. Опыты с мальками C. carpio отличались лишь деталями, поскольку пищевым материалом в этом случае служили личинки Chironomidae. Вследствие этого сетка состояла из нитей, натянутых над поверхностью воды; объем последней был доведен до 8 л, слой же ила (предварительно промытого) не превышал 0,5 см. Стандартным рационом для C. carpio являлись 10 личинок Chironomidae, причем за единицу плотности населения последних принималась величина, равная двум экземплярам на 100 см².

В каждом опыте участвовал лишь один малек. Все экземпляры, как C. carpio, так и C. volgensis, были выведены в лаборатории и были однородны по размерам и по возрасту. Количество параллельных опытов для каждой плотности жертв было не одинаково и указано ниже.

Полученные результаты даны в табл. 1 и 2. Как видно, для обеих систем характер зависимости времени (в течение которого хищник добывает определенное количество пищи) и пути (проходимого им для этого) от плотности популяции жертв остается одним и тем же.

Таблица 1

Система: Caspialosa volgensis → Cyclops

Плотность популяции жертв (p)	Время охоты (t'')	Пройденный путь (l см)	Скорость $\left(v\ \frac{\text{см}}{\text{сек.}}\right)$	Количество параллельных опытов
1	475	992	2.09	5
2	250	532	2.13	4
5	135	286	2.12	5
10	102	220	2.16	8
15	86	161	1.87	6
20	75	121	1.61	8
25	73	86	1.18	5

Таблица 2

Система: Cyprinus carpio → Chironomidae

Плотность популяции жертв (p)	Время охоты (t'')	Пройденный путь (l см)	Скорость $\left(v\ \frac{\text{см}}{\text{сек.}}\right)$	Количество параллельных опытов
1	445	1285	2.90	6
2	302	905	2.99	5
5	188	530	2.82	5
10	121	365	3.02	5
15	93	257	2.76	4
20	84	174	2.07	5

Переходя от минимальной плотности к более высокой, и время и путь снижаются сперва очень быстро, затем медленнее и, наконец, при достижении пищевыми животными достаточно высоких плотностей, дальнейшее увеличение последних лишь в слабой степени отражается на размере указанных показателей.

На рис. 1 представлена зависимость времени, потребного для получения стандартного рациона, от концентрации жертв. Распределение точек заставило предположить, что в этом случае налицо гиперболическая функция с асимптотами, параллельными осям координат. Как известно, эта функция выражается уравнением

$$t = \frac{p - p_1}{\alpha + \beta_p} + t_1 ,$$

где: t — время, затрачиваемое хищником на охоту, p — соответствующая концентрация жертв, α и β — константы, p_1 и t_1 — произвольно выбранные точки на кривой.

Проверка справедливости сделанного предположения (путем выпрямления[1] кривой) о гиперболической зависимости, как видно, дала весьма удовлетворительные результаты (рис. 1).

Рассматривая полученные зависимости, можно убедиться, что разница для обеих биологических систем сводится лишь к несколько иному положению и степени крутизны описывающих данные процессы

[1] Для «выпрямления» гиперболы общего вида достаточно нанести в системе прямоугольных координат точки $\frac{p - p_1}{t - t_1}$ и p.

кривых. Другими словами, каждая биологическая система будет характеризоваться соответствующей величиной входящих в уравнение констант. Вычисляя последние, получаем:

для C. volgensis → Cyclops: $\alpha = 0.0040$, $\beta = -0.0054$;

для C. carpio → Chironomidae: $\alpha = -0.0013$, $\beta = -0.0026$

Отсюда в окончательном виде найденная зависимость будет выражаться уравнениями:

для C. volgensis → Cyclops

$$t = \frac{p-2}{0.0040 - 0.0054p} + 250;$$

для C. carpio → Chironomidae

$$t = -445\frac{p-1}{0.0013 + 0.0026p}.$$

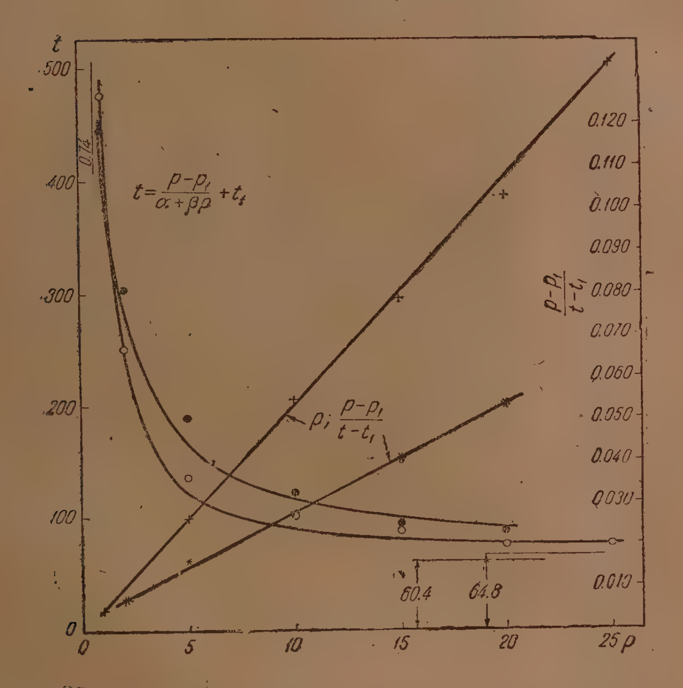


Рис. 1. Светлые кружки и крестики — система Caspialosa volgensis → Cyclops. Черные кружки и звездочки — система Cyprinus carpio → Chironomidae

На рис. 1 кривые вычерчены совершенно точно в соответствии с приведенными уравнениями. Как видно, распределение эмпирических точек достаточно удовлетворительно по отношению к этим кривым.

Установление систематической зависимости и численное определение констант позволяют сделать некоторые выводы биологического характера. Как указывалось, данный вид гиперболы имеет асимптотами прямые, параллельные осям координат. Эти асимптоты обладают вполне реальным биологическим содержанием. Асимптота, параллельная оси *op*, будет характеризовать предельную быстроту насыщения хищника, асимптота, параллельная *ot*, — ту минимальную концентрацию жертв, когда вообще возможно получение стандартного рациона.

Определяя на основании имеющихся данных реальное значение асимптот, получаем: для асимптоты, параллельной абсциссе, в пер-

вом случае (C. volgensis) 64.8 сек., во втором (C. carpio) — 60.4 сек. Другими словами, указанное время является наименьшим, в течение которого данный хищник способен добыть определенное количество жертв, и увеличение плотности населения последних уже не способно ускорить процесс охоты.

Значению асимптоты, параллельной ординате, для системы C. volgensis → Cyclops будет соответствовать величина, равная 0.74 плотности популяции циклопов. Следовательно, при разрежении, большем, чем указанная величина, малек сельди в данных условиях уже не сможет получить соответствующий рацион, если бы он даже охотился неограниченно долгое время.

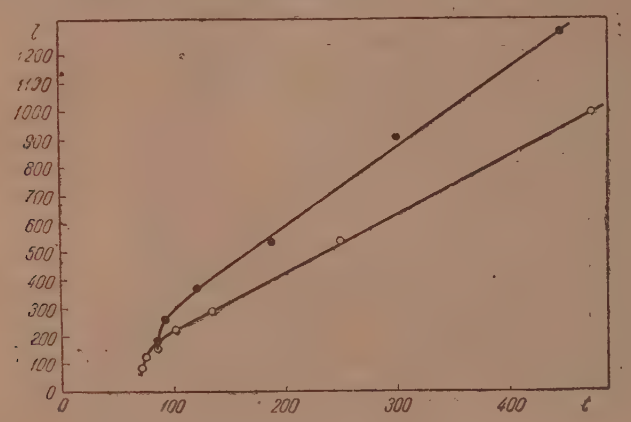


Рис. 2. Те же обозначения, что и на рис. 1

Иное положение наблюдается при определении значения асимптоты, параллельной оси *ot*, для системы C. carpio → Chironomidae. В этом случае асимптота выражается отрицательной величной, рав-

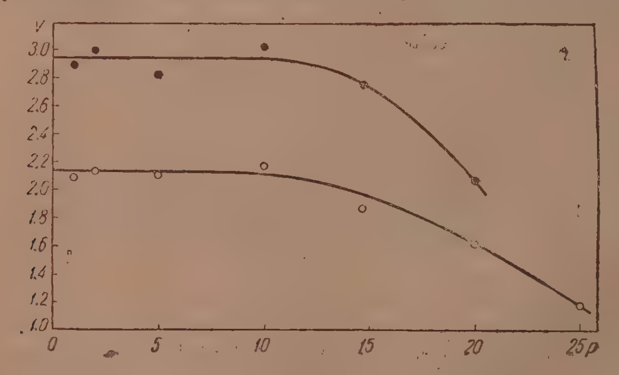


Рис. 3. Те же обозначения, что и на рис. 1

ной 0.50 *p*. Очевидно, что полученная величина не имеет биологического смысла, но она указывает на одно существенное обстоятельство, а именно на то, что данная кривая пересекает ось *ot* в точке, характеризующейся конечной величиной *t*. Биологический смысл этого факта заключается в том, что, следовательно, имеется вполне реальный срок, в течение которого хищник может добывать пищу, несмотря на любое разрежение жертв, или, другими словами, в данной системе возможен случай, когда хищники уничтожат всех без исключения пищевых животных.

Определяя на основании имеющегося уравнения этот срок (что делается путем приравнения p нулю и решения уравнения относительно t), получаем величину, равную 12'50". Трехкратная попытка определить ту же величину непосредственно, экспериментальным путем, дала цифры: 12'38", 13'55" и 14'30". Как можно убедиться, порядок величин, полученных эмпирически, соответствует вычисленной.

Это явление, т. е. в одном случае наличие пороговой разреженности жертв, когда взаимодействие между ними и хищниками не происходит, в другом же — отсутствие такого предела, — было обнаружено Гаузе [1,2] при экспериментальной проверке математических положений Вольтерра, а затем подтверждено Смарагдовой [4] для клещей (в экспериментальных условиях) и нами [3] для рыб (в природе). Характерной особенностью рассматриваемого случая является нарушение взаимодействия между хищниками и жертвой в системе рыба → планктическая форма и возможность полного уничтожения в системе рыба → бентическое животное, скрывающееся в илу (т. е. обладающее некоторым убежищем). Основываясь на фактах, полученных Гаузе, следовало ожидать обратной зависимости.

Переходя к анализу данных, полученных для другого элемента охоты хищника, — пути, проходимого для получения стандартного рациона, следует заметить, что применяемая методика не позволяла регистрировать мелкие движения малька, совершаемые в пределах одной клетки. Следовательно, полученные цифры несколько ниже истинных величин, хотя, как показала приблизительная оценка этих неучтенных движений, ошибка не превышает 7—8%.

Из таблиц следует, что путь, проходимый мальком, в каждом опыте соответствует данному отрезку времени, причем это соответствие почти не меняется в зависимости от плотности популяции жертв. На рис. 2 даны линии, характеризующие связь между обоими элементами. Как видно, почти на всем протяжении эта связь выражается прямой линией и лишь нижний участок последней несколько уклоняется в сторону. Иными словами, средняя скорость движения хищника при охоте в широком диапазоне плотности жертв остается величиной постоянной. Это положение еще нагляднее вытекает из рис. 3, где даны абсолютные средние скорости движения в зависимости от концентрации жертв. В пределах $p = 1$ $p = 10$ эта скорость остается постоянной и равной для C. volgensis 2.13 см/сек., для C. carpio 2.94 см/сек. При $p > 10$ скорость снижается, хотя и не на большую величину. Заметим, что высокие величины p являются в высшей степени искусственными и малькам изучаемых видов в природной обстановке никогда не приходится сталкиваться с подобными концентрациями пищевых организмов. Отсюда возможен вывод, что снижение охотничьей скорости движения наблюдается лишь при плотностях популяций жертв, значительно превышающих наблюдаемые в природе.

Время, затрачиваемое хищником на охоту, а отсюда и величины скорости движения возможно разложить на два самостоятельных элемента: время, в течение которого хищник действительно движется, разыскивая или нагоняя жертву, и время, расходуемое на процесс заглатывания (поедания) пойманной жертвы, т. е. $t = t_a + t_b$, где t_a — время собственно охоты, а t_b — время поедания результатов данной охоты. Следовательно, средняя скорость, которую мы получили на основании проведенных наблюдений, будет равна пути, деленному на сумму этих величин, —

$$v = \frac{l}{t_a + t_b}.$$

Полагая, как это следует из эмпирических данных, что скорость движения при собственно охоте есть величина постоянная, будем иметь $t_a = kl$, где k — коэффициент пропорциональности. Следовательно, можно написать:

$$v = \frac{l}{kl + t_b},$$

откуда

$$t_b = \frac{l(1 - kv)}{v}.$$

Из факта одинаковой средней скорости движения хищника при p в пределах от 1 до 10 вытекает следствие, что в этих границах время, расходуемое хищником на поедание стандартного рациона, также постоянно.

Из последнего уравнения следует, что

$$k = \frac{l - vt_b}{vl},$$

или, принимая время поедания хищником стандартного рациона при p в пределах от 1 до 10 равным единице (т. е. $t_b = 1$), получим

$$k = \frac{l - v}{vl}.$$

Отсюда появляется возможность определить величину k и, далее, относительные значения t_b для различных концентраций жертв. Проделав соответствующие вычисления для C. volgensis, получаем следующий ряд цифр:

$$15_{15}t_b \text{ (для } p = 15) = 10.3,$$
$$20_{20}t_b \text{ (для } p = 20) = 18.1,$$
$$25_{25}t_b \text{ (для } p + 25) = 32.5.$$

Или, принимая $_{15}t_b = 1$, получаем: $_{20}t_b = 1.8$ и $_{25}t_b = 3.2$.

Нами сделана попытка эмпирически определить абсолютные значения t_b. Ввиду весьма малого времени, которое малек C. volgensis затрачивает на заглатывание рачка, не представляется возможным при помощи обычного секундомера точно зарегистрировать искомые величины. Тем не менее на основании многочисленных отсчетов получены средние цифры для трех значений p, оказавшихся равными: $_{15}t_b$ — 0.39 сек., $_{20}t_b = 0.84$ сек. и $_{25}t_b = 1.31$ сек. Приняв опять таки $_{15}t_b = 1$, имеем: $_{20}t_b = 2.2$ и $_{25}t_b = 3.4$. Учитывая погрешности при получении эмпирических величин, совпадение относительных значений t_b можно признать вполне удовлетворительным. Отсюда следует вывод, что скорость движения хищника при собственно охоте есть величина постоянная, не зависящая от концентрации жертв, и снижение средней скорости движения объясняется более длительным временем поедания пойманной добычи при высоких значениях p. Другими словами, чем чаще хищник получает порцию пищи, тем больше времени он затрачивает на ее поглощение.

Биологические особенности мальков C. carpio не позволили повторить для них те же расчеты, ввиду весьма неопределенно выраженного процесса заглатывания личинки Chironomidae.

Выводы

1. Зависимость времени, затрачиваемого хищником на охоту (t), от плотности популяции жертв (p) выражается гиперболой общего вида с асимптотами, параллельными осям координат.

2. Различные по характеру биологические системы отличаются лишь значением входящих в уравнение гиперболы констант.

3. Численное значение расстояния от асимптоты, параллельной абсциссе, до последней дает предельную скорость охоты данного хищника.

4. Численное значение и положение асимптоты, параллельной ординате, указывает: для системы C. volgensis → Cyclops — на пороговую концентрацию последних, когда нарушается взаимодействие между ними и хищником; для системы C. carpio → Chironomidae — на возможность полного истребления хищником пищевых форм.

5. Связь между временем (t) и расстоянием, проходимым хищником в процессе охоты (l), для значений p от 1 до 10 выражается прямой линией. Уклонение от прямой наблюдается лишь при $p > 10$, т. е. при концентрациях жертв, в природе, как правило, не встречающихся.

6. Путем разложения средней скорости охоты (v) на время, затрачиваемое хищником собственно на охоту (t_a), и время, расходуемое на поедание пойманных жертв (t_b), оказалось возможным вычислить относительные размеры последнего элемента для различных значений p.

7. Сопоставление значений t_b, вычисленных и найденных эмпирически, позволяет заключить, что уменьшение средней скорости охоты (v) при $p > 10$ происходит вследствие более медленного поглощения хищником пойманных жертв.

Литература

1. Гаузе Г. Ф., Зоологический журнал, т. XIII, 1934.— 2. Он же, Зоологический журнал, т. XIV, 1935.— 3. Ивлев В. С., Количественное изучение выедания бентоса рыбами (рукопись).— 4. Смарагдова Н., Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, т. 2, 1936.

TIME OF HUNTING AND THE PATH PASSED BY FISHES WITH REFERENCE TO THE DENSITY OF POPULATION OF THE PREY

By V. S. IVLEV

Institute of Marine Fisheries and Oceanography of the USSR

SUMMARY

1. The time spent by the predator in hunting (t) as a function of the density of prey population (p) is expressed by a hyperbola of the general type with the assymptotes parallel to the coordinate axes.

2. Biological systems of different character differ only in the value of the constants of the hyperbola equation.

3. The numerical value of the distance from the assymptote which is parallel to the abscissa to the latter gives the limites of the hunting velocity of the given fish.

4. The numerical value and position of the assymptotes which are parallel to the ordinate indicates as follows: for the system C. volgensis → Cyclops — the threshold concentration of the latter when the interaction between them and the predator is disturbed, and for the system C. carpio → Chironomidae — the possibility of complete extermination by the predator of the prey.

5. The correlation between time (t) and the distance crossed by the predator during hunting (l) for p-values varying from 1 to 10 is expressed by a straight line. A deviation from the straight line is only noted at $p > 10$, i. e. at concentrations of the prey which as a rule do not occur in nature.

6. By decomposing the average velocity of hunting (v) into time taken by hunting as such (t_a) and time expended for consuming the prey (t_b) it is possible to compute the relative magnitude of the latter element for different p-values.

7. The comparison of the calculated and empirically found t_b-values justifies the conclusion that the diminution of the average velocity of hunting (v) at $p > 10$ results from a slowing in the consumption of the prey.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIII 1944 ВЫП. 4

О ЧЕРТАХ СХОДСТВА И РАЗЛИЧИЯ В РАСПРОСТРАНЕНИИ, ЭКОЛОГИИ И НЕКОТОРЫХ ДРУГИХ ОСОБЕННОСТЯХ МЕЖДУ ТРЕСКОЙ И ОКЕАНИЧЕСКОЙ СЕЛЬДЬЮ

А. Н. СВЕТОВИДОВ

Зоологический институт Академии Наук СССР

Семейства тресковых и сельдевых являются наиболее важными из всех рыб в хозяйственном отношении: к ним, как известно, принадлежит ряд рыб, составляющих основу мирового рыбного промысла. Оба семейства весьма замечательны тем, что к каждому из них относится по одному представителю — к первому треска (*Gadus morhua* L.), ко второму — океаническая сельдь (*Clupea harengus* L.), которые составляют основную массу уловов стран северного полушария. Обе эти важнейшие промысловые рыбы интересны тем, что имеют много сходных черт в распространении, формообразовании, истории происхождения и расселения и в некоторых экологических особенностях.

Крайне обширные общие ареалы распространения трески и океанической сельди и их форм очень сходны, и границы их, в особенности южные, довольно близко совпадают. Оба вида широко распространены в северной части Атлантического океана (рис. 1 и 2) и встречаются повсюду на юг вдоль берегов Европы до Бискайского залива и вдоль берегов Сев. Америки до мыса Гаттераса. Близко совпадают южные, а также северные границы распространения трески и океанической сельди и в Тихом океане. Вдоль берегов Сев. Америки оба вида встречаются повсеместно, причем крайние пределы распространения на юг трески простираются до берегов Орегона (Jaquina Bay), сельди — до Калифорнии (Сан-Диего). Вдоль берегов Азии единичные представители обоих видов известны у западных берегов Кореи в Желтом море, вдоль восточных берегов Кореи в Японском море и далее на север вдоль всего западного побережья этого моря. Вдоль восточных берегов Японского моря оба вида распространены на юг до залива Тояма на о. Хондо. Далее на север треска и океаническая сельдь встречаются вдоль всех берегов Охотского моря и вдоль восточных берегов Камчатки в Беринговом море, причем ареал распространения сельди простирается здесь на север до Анадырского залива, а трески — несколько далее, до залива Св. Лаврентия в Беринговом проливе. У берегов Сев. Америки крайние пределы распространения трески на север — до широты о. Св. Лаврентия, а сельди — до форта Кларенс на Аляске [1].

Крайние пределы распространения трески и океанической сельди на север в Атлантическом океане несколько не совпадают. У берегов Сев. Америки треска встречается в Гудсоновом заливе и проливе, в заливе Джемса, у западных берегов Гренландии до 72,5—73,5 с. ш., у восточных — приблизительно до 70° с. ш., у западных берегов Шпицбергена почти до северной его оконечности, у Новой Земли до п-ва Адмиралтейства и вероятно, далее к северу, на восток в южной части Карского моря лишь до Карской губы. Пределом распространения на север океанической сельди у берегов Сев. Америки является лишь Девисов пролив, у западных берегов Гренландии — 66—67° с. ш., у восточных — приблизительно 70—71° с. ш., далее на север распространение сельди простирается до западных берегов Шпицбергена (до 77—78° с. ш.), у берегов Новой Земли до параллели пролива Маточкин Шар, на восток в Карском море до Обской губы. Оба вида встречаются также в Балтийском и Белом морях, в Чошской губе и в Печорском заливе. Таким образом, у берегов Сев. Америки треска распространена значительно более на северо-запад, а у берегов Азии океаническая сельдь распространена значительно далее на северо-восток (см. рис. 1 и 2).

На протяжении обширного ареала распространения треска и океаническая сельдь распадаются на несколько подвидов и более низких таксономических форм.

Подвиды и формы трески и океанической сельди таковы:

---

[1] Во время печатания этой работы автор получил сведения, что сельдь найдена в Чаунской губе у о-ва Лиховского и в бухте Тикси близ дельты Лены.

Gadus morhua morhua L.— английская треска. Северная часть Атлантического океана и Баренцово море. Заходит в Балтийское и Белое моря. В пределах своего ареала распространения образует несколько более низких таксономических форм, ближе еще не изученных и морфологически друг от друга мало отличимых, но характерных различным темпом роста и размерами, обособленностью нерестилищ и пр. Одной из наиболее распространенных и мощных форм является так называемая лофотенская треска, нерестилища которой расположены у Лофотенских островов. Треска эта заходит в Баренцово море, в южной части которого она преобладает. В Баренцовом море известна также особая местная прибрежная форма трески, которая, размножаясь в губах Мурманского побережья, держится здесь круглый год. Этой форме трески, повидимому, идентична так называемая беломорская зимняя треска, встречающаяся в наибольшем количестве в Белом море, (в Кандалакшском заливе) осенью и зимой, а летом отсюда уходящая. Беломорская зимняя треска описана как особая форма (G. morhua morhua n. hiemalis Taliev). Кроме того, неоднородна атлантическая треска на протяжении и остального своего ареала распространения в западной части Атлантического океана, вокруг Великобритании и Ирландии, в ряде заливов и фиордов.

Gadus morhua callarias L.— балтийская треска. Балтийское море к востоку от о. Борнгольм.

Gadus morhua kildinensis Derjugin — кильдинская треска. Оз. Могильное на о. Кильдине. Крайне своеобразная форма трески, приспособившаяся к условиям существования в полуопресненном озере. По некоторым особенностям (строение плавательного пузыря, окраска) близка к балтийской треске.

Gadus morhua maris-albi Derjugin — беломорская прибрежная треска. Белое море. Держится главным образом в прибрежной зоне и в губах Кандалакшского залива, встречается и в смежных районах — у Соловецких о-вов. Весной и летом в Кандалакшском заливе в подавляющем количестве встречается эта треска и лишь единично — беломорская зимняя треска.

Clupea harengus harengus L.— атлантическая сельдь. Северная часть Атлантического океана и Баренцово море. Заходит в Белое море и, повидимому, в Балтийское. На огромном ареале распространения, подобно атлантической треске, образует ряд более низких таксономических форм, различаемых отчасти морфологически, а главным образом по биологическим особенностям, местам и времени нереста, по распространению. Одной из наиболее многочисленных форм атлантической сельди является так называемая мурманская океаническая сельдь, места нереста которой расположены у Лофотенских островов и к северу от них (до мыса Нордкап). Сельдь эта широко распространена в Баренцовом море и держится здесь круглый год. У берегов Мурмана известна также особая, так называемая мурманская фиордовая (прибрежная) форма сельди, которая нерестится в губах Мурманского побережья и держится в Баренцовом море круглый год, но в прибрежной зоне. Наряду с мурманской океанической сельдью, к числу наиболее мощных форм атлантической сельди относится также так называемая норвежская сельдь, нерестующая у южных берегов Норвегии и распространенная в Норвежском море, заходящая лишь в западную часть Баренцова моря. Известен ряд и других форм атлантической сельди, различающихся местами нереста; при этом одни из них мечут икру на банках в открытом море, другие — у берегов или в заливах и фиордах. Некоторые из этих форм мечут икру весной, другие осенью; есть формы, размножающиеся летом или зимой.

Clupea harengus membras L.— салака. Балтийское море к востоку от линии: южная оконечность ю. Эланд — Данцигская бухта. Образует две формы: весеннюю, мечущую икру весной и в начале лета, и осеннюю, нерестующую осенью. В обеих формах, кроме того, различают большеглазую и малоглазую.

Clupea harengus maris-albi Berg — беломорская сельдь. Белое море, главным образом западная и южная части его. Среди беломорской сельди описано несколько рас, свойственных различным заливам Белого моря. Наиболее существенно морфологически и биологически различаются крупная форма, держащаяся в открытых частях моря и подходящая к берегам лишь для нереста, и мелкая

Gadus morhua ogac Richardson — гренландская прибрежная треска. Западные берега Гренландии до 72°,5—73°,5 с. ш., Гудсонов залив, залив Джемса, Гудсонов пролив и, вероятно, южнее вдоль Лабрадора.

Gadus morhua macrocephalus Tilesius — тихоокеанская треска. Тихий океан и прилегающие к нему моря — Берингово, Охотское, Японское и Желтое у берегов Кореи. На протяжении огромного ареала распространения несомненно распадается на несколько более низких таксономических форм. Так, например, япономорская треска существенно отличается от беринговоморской и охотскоморской, треска от западного берега Сахалина отличается от трески от берегов Приморья и т. д.

форма, которая держится круглый год в заливах, не совершая больших миграций, и нерестующая несколько раньше крупной формы.

Clupea harengus suworowi Rabinerson[1] — чошская сельдь. Чошская губа, Печорский залив, южная часть Карского моря, на восток до Обской губы. Повидимому, распадается на несколько форм.

Clupea harengus pallasi Valenciennes — восточная, тихоокеанская сельдь. Тихий океан и прилегающие к нему моря — Берингово, Охотское, Японское и Желтое у берегов Кореи. Как показали исследования последних лет, тихоокеанская сельдь, подобно тихоокеанской треске, не однородна, а распадается на ряд ближе еще не изученных форм.

Из этого параллельного рассмотрения подвидов трески и океанической сельди видно, что оба вида на протяжении своего обширного ареала распространения образуют ряд соответствующих друг другу подвидов и более низких таксономических форм, характерных сходным у большинства распространением и некоторыми, как будет указано ниже, морфологическими и экологическими особенностями. Исключением среди всех подвидов является лишь кильдинская треска, аналогичного подвида которой океаническая сельдь не имеет. Эта треска по некоторым наиболее существенным особенностям близка к балтийской треске. Аналогичные друг другу по ряду морфологических и экологических особенностей и наиболее холодолюбивые из всех подвидов, гренландская треска и чошская сельдь, по распространению на первый взгляд несходны: гренландская треска обитает в областях, смежных с самой северо-западной частью западной половины Атлантического океана, чошская сельдь — в областях, близко прилегающих к самым северо-восточным частям восточной половины этого океана. Иными словами, ареалы распространения и этих подвидов сходны, но являются как бы зеркальным отражением один другого. Остальные подвиды обоих видов имеют совершенно сходные ареалы распространения.

Наиболее многочисленные и занимающие наиболее обширный ареал распространения атлантическая треска и сельдь образуют, как указывалось выше, ряд более низких таксономических форм, сходных по занимаемому ими ареалу, местам нереста и экологическим особенностям (например, лофотенская треска и мурманская океаническая сельдь, мурманская прибрежная треска и мурманская прибрежная сельдь и др.). Занимающие не менее обширный ареал распространения тихоокеанская

---

[1] Сельдь из Карской губы и Югорского Шара была описана [9] как особая форма. Однако различия между этой сельдью и чошской сельдью трудно уловимы, и поэтому Л. С. Берг с полным основанием считает их идентичными. Беломорская и чошская сельди большинством авторов считаются за natio Clupea harengus pallasi, между тем отличия этих сельдей от Clupea harengus pallasi не меньше различий между атлантической и балтийской сельдями, считаемыми за подвиды. Поэтому и этих сельдей следует признать за подвиды, что подтверждается, как увидим ниже, историей их развития и формообразования.

треска и сельдь распадаются, как указывалось выше, на ряд, по-видимому, сходных по распространению более низких таксономических форм.

Подвиды океанической сельди, как это видно из параллельного сопоставления их с подвидами трески, значительно более изменчивы. Подвиды океанической сельди, например, образуют сезонные формы с различным временем нереста, чего у трески не наблюдается. Далее, малочисленные и со сравнительно узким ареалом распространения балтийская, беломорская и чошская сельди опять-таки распадаются на более низкие таксономические формы, у соответствующих им подвидов трески не известные.

Подвиды трески, как показали исследования автора [11], делятся на две группы — узкоголовую и широкоголовую. У подвидов, относящихся к узкоголовой группе трески, несколько меньше позвонков, чем у подвидов, относящихся к широкоголовой группе. К узкоголовой группе подвидов относятся атлантическая, балтийская и кильдинская треска, к широкоголовой — беломорская, гренландская и тихоокеанская.

В основу классификации подвидов океанической сельди положено количество позвонков, причем все подвиды разделяются также на две группы — многопозвонковую и малопозвонковую. Обе группы, как показали еще не оконченные исследования автора, различаются и по ширине черепа: у подвидов много-

Рис. 1. Распространение Gadus morhua и его подвидов. *1* — G. morhua morhua; *2* — G. morhua callarias; *3* — G. morhua kildinensis; *4* — G. morhua maris-albi; *5* — G. morhua ogac; *6* — G. morhua macrocephalus



Рис. 2. Распространение Clupea harengus и его подвидов. *1* — Cl. harengus harengus; *2* — Cl. harengus membras; *3* — Cl. harengus maris-albi; *4* — Cl. harengus suworowi; *5* — Cl. harengus pallasi

позвонковой группы сельдей череп несколько уже, чем у малопозвонковой. К многопозвонковой и узкоголовой группе подвидов относятся атлантическая и балтийская сельдь, к малопозвонковой и широкоголовой — беломорская, чошская и тихоокеанская.

Обе группы трески и сельди различаются и некоторыми экологическими особенностями. Все широкоголовые подвиды трески и малопозвонковые подвиды сельди значительно более холодолюбивы, чем узкоголовые и многопозвонковые, как это видно уже из их ареалов распространения. Некоторым исключением в этом отношении являются лишь тихоокеанская треска и сельдь, которые в южных частях своего обширного ареала образовали несколько более теплолюбивые формы. Кроме того, все широкоголовые подвиды трески и многопозвонковые подвиды сельди являются более или менее локальными и не совершают больших миграций, а двигаются в зависимости от времени года к берегам и от берегов. Формы узкоголовой атлантической трески и малопозвонковой атлантической сельди совершают отдаленные миграции в меридиональном направлении. Что касается балтийской трески и сельди, относящихся тоже к этой группе, то они таких миграций не совершают; при этом у балтийской трески череп несколько шире, а у балтийской сельди количество позвонков несколько меньше, чем у атлантической трески и сельди.

Следует отметить, что и среди форм атлантической трески и сельди имеются, как уже указывалось выше, прибрежные или фиордовые формы, держащиеся локально, которые и по форме черепа и по количеству позвонков, подобно балканской треске и сельди, несколько приближаются к широкоголовой группе трески и малопозвонковой группе сельди.

Таким образом, и в рассматриваемых морфологических и экологических особенностях подвиды трески и океанической сельди являют ряд сходных параллельных изменений. При этом следует отметить, что количество позвонков у трески и океанической сельди находится в обратной зависимости: у широкоголовых подвидов трески количество позвонков несколько больше, чем у узкоголовых, у сельди же наоборот — у малопозвонковых подвидов ширина черепа несколько шире, чем у многопозвонковых.

По некоторым важнейшим эколого-биологическим особенностям треска и сельдь являются диаметрально противоположными:

Треска в основном является придонной рыбой, держащейся обычно на банках или по подводным склонам в пределах континентальной ступени, хотя временами встречается и в промежуточных слоях воды.	Океаническая сельдь — рыба пелагическая, но временами и она опускается на значительную глубину — до 200 и даже 300 м.
Нерест происходит на меньших глубинах, в пределах или около 100-метровой изобаты, местами на глубине 20—30 м и даже менее; треска беломорская, например, на глубине 1,5—12 м.	Для нереста подходит к берегам или к банкам и выметывает икру на глубине от нескольких метров до 200.
Икра пелагическая, плавает в поверхностных слоях воды, личинки также пелагические.	Икра приклеивающаяся, откладывается на дно — на камни, гальку, песок, подводную растительность; личинки пелагические.
Плодовитость крайне велика, достигает 3—4 млн. икринок, у крупных рыб до 9 млн икринок и даже более.	Плодовитость небольшая, 30—35 тыс. икринок.
Питается в основном рыбой (сельдью, мойвой, песчанкой, молодью и мелкими видами тресковых), отчасти пелагическими ракообразными (Euphausiidae, Hyperidae), в меньшей степени придонными ракообразными (Schizopoda, Amphipoda, Decapoda).	Питается планктоном, главным образом ракообразными (Calanus, Metridia, Euphausiidae), иногда молодью рыб (трески, пикши, морского окуня и даже самой сельди).
Чисто морская рыба, живущая и размножающаяся только в морской или солоноватой воде; случаи захождения в пресную воду единичны.	Рыба вообще морская, но часто заходит в значительных количествах в пресную воду, где иногда живет и даже размножается. Наиболее эвригалинны малопозвонковые формы.

Следовательно, в этих важнейших экологических и биологических особенностях треска и океаническая сельдь являются взаимно противоположными и вместе с тем наиболее полно приспособленными друг к другу и к окружающей среде. Действительно, треска занимает придонные слои воды, а сельдь поверхностные, во время же нереста положение изменяется — сельдь откладывает икру на дно, а икра трески плавает в поверхностных слоях воды. Плавающая в поверхностных слоях воды икра трески гибнет в большом количестве и поэтому выметывается в огромных массах, в то время как откладываемая на дно в сравнительно небольшом количестве икра океанической сельди развивается без больших потерь. В отношении питания треска и океаническая сельдь теснейшим образом связаны друг с другом, представляя два смежных звена пищевой цепи, так как сельдь является одним из основных пищевых компонентов трески.

Таким образом, благодаря этим противоположным, но теснейшим образом связывающим обеих рыб эколого-биологическим особенностям, треска и океаническая сельдь занимают разные экологические ниши,

что дает им возможность совместно существовать в пределах общего ареала распространения на протяжении, как увидим ниже, длительного периода истории их развития и формообразования. Что касается некоторых различий трески и океанической сельди в отношении приспособленности к солености, то эти их особенности сыграли, как будет показано ниже, существенную роль в их распространении и расселении.

Фауна северных частей Тихого океана, как известно (Гюнтер, Günther [4], Берг [1] и ряд других), имея большое сходство с фауной северных частей Атлантического океана, отличается значительно большим богатством видами, родами и даже семействами всех групп морских животных, в частности и рыб. По общепринятым в настоящее время вгзлядам, фауна северных частей Атлантического океана есть обедненная фауна северных частей Тихого океана и ведет свое начало от последней. Из этого общего правила, однако, исключение представляют тресковые: они значительно большим количеством видов и родов представлены в северной части Атлантического океана. Фауна тресковых северных частей Тихого океана является, наоборот, обедненной фауной тресковых северной части Атлантического океана. Этот общеизвестный и отмеченный уже давно (Гюнтер [4] и др.) факт был подробно рассмотрен автором [10, 11], который на основании изучения современного распространения тресковых, их экологических особенностей, мест и времени нахождения их в ископаемом состоянии и третичной истории морей северного полушария пришел к выводу, что тресковые, в отличие от остальных рыб и других групп морских животных, произошли и развивались не в северной части Тихого океана, а в полярном бассейне, климатические условия которого в палеогене приблизительно соответствовали современным условиям северных частей Атлантического и Тихого океанов.

В настоящей статье автор лишен возможности сделать полный анализ распространения сельдевых и поэтому ограничивается рассмотрением распространения сельдевых лишь северного полушария. Здесь, однако, необходимо отметить, что семейство сельдевых в целом является более теплолюбивым, чем семейство тресковых. Основная масса тресковых приурочена к бореальным областям Атлантического и отчасти Тихого океана и прилегающих к ним морей, некоторые роды и виды семейства свойственны высокоарктической области; в тропической области тресковые, как правило, не встречаются; в южном полушарии встречаются лишь некоторые виды преимущественно глубоководных родов северного полушария [10, 11].

Самое северное распространение из сельдевых имеет океаническая сельдь, которая как видно из сказанного выше, в высокоарктической области отсутствует; ряд родов и видов семейства свойственен бореальной области Атлантического и Тихого океанов, многие встречаются в субтропической и тропической областях, значительно большее количество сельдевых, чем тресковых, встречается в южном полушарии. Следует также отметить и большую эвригалинность по сравнению с тресковыми семейства в целом: среди представителей этого семейства известен ряд родов и видов как проходных, так и пресноводных, в то время как среди тресковых проходных нет совершенно, а пресноводный вид известен лишь один — налим (Lota lota).

Распределение сельдевых в северных частях Атлантического и Тихого океанов представлено в таблице (стр. 153), причем следует отметить, что в нее включены виды, встречаемые к северу от 30° с. ш. Вблизи этой параллели близко располагаются границы распространения многих бореальных видов на юг и тропических на север.

Из числа 16 рассматриваемых родов бореальными являются 7, субтропическими — 3; остальные роды в основной массе тропические, лишь единичные виды незначительно заходят к северу от 30° с. ш. Таковым

Распространение сем. Clupeidae в северном полушарии[1]

	Северная часть Атлантического океана и прилегающие моря	Северная часть Тихого океана и прилегающие моря
Clupea	1 (3)	(1)
Spratella	1 (3)	—
** Harengula	—	1
Clupeonella	4 (2)	—
* Sardina	1 (2)	—
* Sardinops	—	1 (2)
** Sardinella	1	—
** Zunasia	—	1
** Ilisha	—	1
Opisthonema	1	1
Brevoortia	1 (2)	—
Pomolobus	4	—
Caspialosa	6 (20)	—
Alosa	3 (12)	—
** Etrumeus	1	1
* Clupanodon	—	1
Всего видов	24 (44)	7 (2)

например, является род Sardinella, из 14 тропических видов которого лишь один (S. aurita) встречается также в Средиземном и Черном морях и у берегов Флориды. Таково же распространение и рода Harengula, 12 видов которого отмечаются в тропиках всего света и лишь один (H. zunasi) встречается у берегов Китая, Кореи, Японии, заходя на север до залива Петра Великого. Приблизительно таково же распространение и других рассматриваемых тропических родов.

Северной части Атлантического океана свойственно, как видим, несколько большее количество родов и преобладающее количество видов и подвидов сельдевых сравнительно с северной частью Тихого океана. Кроме того, что самое существенное, в северной части Атлантического океана сосредоточены все бореальные роды сельдевых. Далее следует отметить, что все бореальные проходные роды и виды семейства (все виды Pomolobus и Alosa, некоторые виды Caspialosa) свойственны также лишь северной части Атлантического океана и прилегающим к нему морям. В северной части Тихого океана встречается лишь один бореальный род — общий с северо-атлантическим (Clupea) — и два субтропических (Sardinops, Clupanodon), которые являются эндемичными здесь родами, основная же масса сельдевых рассматриваемой части Тихого океана слагается из единичных, едва заходящих сюда видов тропических родов.

Таким образом, бореальные сельдевые, подобно тресковым, имеют преимущественно атлантическое распространение. Численное преобладание в северной части Атлантического океана родов и видов сельдевых, наличие здесь ряда эндемичных и среди них в особенности проходных родов, отсутствие самобытности сельдевых северной части Тихого океана и явная генетическая зависимость бореальных элементов ее от атлантических — все это с несомненностью указывает на атлантическое происхождение бореальных сельдевых северной части Тихого океана.

Следовательно, среди морских рыб северных частей Тихого и Атлантического океанов, все многообразие которых, как указывалось, сконцентрировано в Тихом океане и которые по происхождению являются тихоокеанскими, исключением, помимо тресковых, являются и сельдевые.

В расселении и формировании современного распространения сельдевых те изменения, которые претерпело в третичный период море

[1] В скобках указано количество подвидов. Одной звездочкой отмечены субтропические роды, двумя звездочками — тропические; остальные роды — в основном бореальные.

Тетис, а позднее северная часть Атлантического океана и в области Берингова пролива северная часть Тихого океана, играли такую же существенную роль, как и для тресковых [10, 11]. При верхнетретичном похолодании климата бореальные представители сельдевых вместе с тресковыми должны были спуститься из полярного бассейна в Атлантический океан, а не Тихий, так как в области Берингова пролива в это время простиралась суша. В северную часть Тихого океана бореальные сельдевые могли попасть не ранее плиоцена и затем в послеледниковое время, когда в указанной области была трансгрессия и более теплый климат [2].

Таким образом, неоднократно высказываемый взгляд [5, 2], согласно которому океаническая сельдь проникла из Тихого океана в Белое море, в силу изложенных фактов должен быть изменен на обратный. В настоящее время затруднительно сказать, когда океаническая сельдь проникла в Тихий океан — в послеледниковую трансгрессию, как предполагает К. М. Дерюгин [5], или ранее, в плиоценовую. Все высказывания на этот счет автора настоящей статьи [10, 11] в отношении трески целиком приложимы и к океанической сельди.

Современное распространение океанической сельди может служить, как и у тресковых [10, 11], указанием на пути проникновения ее в Тихий океан. Наиболее северное распространение океаническая сельдь имеет, как уже указывалось, не у берегов Сев. Америки, как треска (Gadus morhua ogac), а у берегов Азии (Clupea harengus suworowi). Это различие в распространении совокупно с большей эвригалинностью океанической сельди по сравнению с треской является характерным примером различных путей миграции эври- и стеногалинной фауны из одного океана в другой.

Как известно, многочисленные и многоводные реки Сибири оказывают значительно более опресняющее влияние на моря, омывающие ее берега, чем немногочисленные и сравнительно маловодные реки Сев. Америки на моря ее северного побережья. Благодаря этому все наиболее стеногалинные элементы морской фауны мигрировали из одного океана в другой кругом Сев. Америки, более же эвригалинные — кругом северной Азии. К числу первых относятся, например, иглокожие, наиболее стеногалинные из морских животных. Миграции иглокожих из Тихого океана в Атлантический происходили кругом Сев. Америки [6, 7, 8]. Этим же путем, но в обратном направлении из Атлантического океана в Тихий — прошла и треска, о чем свидетельствует современное распространение широкоголовых подвидов ее и морфологическая и экологическая близость тихоокеанской трески и гренландской [10, 11]. Наоборот, океаническая сельдь, более эвригалинная, чем треска, совместно с другими эвригалинными морскими животными проникла из Атлантического океана в Тихий кругом северной Азии, что подтверждается современным распространением малопозвонковых подвидов ее и морфологическим и экологическим сходством тихоокеанской и чошской сельдей. Таким же путем из тресковых в частности проникла из Атлантического океана в Тихий и навага, рыба значительно более эвригалинная, чем треска.

Таким образом, сходство в распространении и формообразовании между треской и океанической сельдью, а также в морфологических и эколого-биологических особенностях их подвидов теснейшим образом связано с их совместным существованием на протяжении по крайней мере верхнетретичного времени. Не в меньшей степени связаны с этим и несходные эколого-биологические особенности обоих видов, в значительной степени обусловившие их совместное существование как в прошлом, так и в настоящее время. Одной из этих несходных экологических особенностей обусловлено различие и в путях проникновения обоих видов в Тихий океан.

Литература

1. Берг Л. С., Известия Акад. Наук, VI, XII, 2, 1918.— 2. Он же, Известия Географического общества, 66, 1, 1934.— 3. Он же, Рыбы пресных вод, 4-е изд., 1, в печати.— 4. Günther A., An Introduction to the study of Fishes, 1880.— 5. Дерюгин К. М., Исследования морей СССР, 7—8, 1928.— 6. Дьяконов А. М., Труды II съезда зоологов, анатомов и гистологов, 1925 г., 1927.— 7. Он же, Труды Зоологического института Акад. Наук, IV, 5, 1938.— 8. Ekman S., Tiergeographie des Meeres, 1935.— 9. Макушок М. Е., За рыбную индустрию Севера, 1, 1935.— 10. Световидов А. Н., Бюлл. Моск. общества испытателей, отд. биологии, XLIX, 1, 1940.— 11. Он же, Трескообразные, Фауна СССР, Рыбы, в печати.

ON SOME CHARACTER OF RESEMBLANCE AND DIFFERENCE IN DISTRIBUTION, ECOLOGY AND OTHER PECULIARITIES IN THE COD AND THE HERRING

By A. N. SVETOVIDOV

Zoological Institute of the Academy of Sciences USSR

SUMMARY

The author took into consideration very similar general distribution ranges of the cod and the herring. Within these ranges both fishes form a number of parallel subspecies (figs. 1 and 2) with similar distribution and some similar morphological and biological character. There are also some biological characters in which both fishes show an extreme difference.

An attempt is given to elucidate the present distribution of Clupea harengus and other Clupeoid-fishes of the northern hemisphere. The author's views on the history of distribution of the Gadidae [10, 11] are applicable to this subject. The fauna of the northern part of the Pacific, as widely known, is more abundant in species, genera and even families than that of the northern part of the Atlantic. The only exception to this general rule are the Gadidae represented by a greater number of species and genera in the northern part of the Atlantic [10, 11]. The other exception to this rule are the Clupeidae. The distribution of the Clupeoid-fishes in the northern hemisphere is given on table (p. 153). It will appear from the table that a great part of genera and especially of species and subspecies are represented in the northern part of the Atlantic. In the northern part of the Atlantic and in the adjacent seas all the boreal and anadromous (all species of Pomolobus and Alosa, some species of Caspialosa) genera are located. Only one boreal genus (Clupea which occurs in the North Atlantic also) and none of the anadromous ones are represented in the northern part of the Pacific. The great part of the Clupeoid-fishes of the North Pacific are represented only by few species of tropical genera. Thus, the Clupeidae of the North Pacific took their origin from those of the North Atlantic and from the tropical ones. Clupea harengus could migrate to the North Pacific round the North Asia in distinction to Gadus morhua which penetrated there round North America. This may be seen from the present distribution of the subspecies (Clupea harengus suworowi and Gadus morhua ogac) of both species which are closely allied to the Pacific ones (Clupea harengus pallasi and Gadus morhua macrocephalus). As to the time of the migrations these could take place in the Pliocene or in the Postglacial transgressions [2].

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIII 1944 ВЫП. 4

ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ В СТРОЕНИИ ЧЕРЕПА ПЕСЦОВ ЕВРАЗИИ

В. И. ЦАЛКИН

Отдел маммалиологии Зоологического музея Московского университета

Настоящая статья посвящена краткому изложению результатов предпринятого нами исследования географической изменчивости черепа песцов Европы и Азии. Для этой цели было изучено более 1200 черепов животных этого вида, собранных из различных частей общего ареала и в настоящее время находящихся в коллекциях Зоологического института Академии Наук СССР и Зоологического музея Московского университета. Этот обширный материал позволил установить характер и основные формы географической изменчивости в строении черепа. Понятно, что это потребовало одновременного изучения также половой, возрастной и индивидуальной изменчивости, без знания характера и диапазона которых не могут быть с должной точностью и полнотой установлены и оценены изменения географические. Однако крайне ограниченные размеры статьи не дают возможности сколько-нибудь подробно описать все эти данные, вынуждая нас ограничиться предельно краткими краниологическими характеристиками песцов в различных частях их ареала. Весь материал был обработан нами обычными биометрическими методами, что позволило оценить установленные различия с точки зрения их достоверности.

Песцы Евразиатского континента, как это справедливо утверждает С. И. Огнев [15], несмотря на огромное широтное протяжение ареала, в краниологическом отношении весьма мало изменчивы и представляют собой, если можно так выразиться, монолитную популяцию. Действительно, и визуальное сравнение и биометрический анализ не обнаруживают сколько-нибудь заметных и стойких различий между черепами песцов из различных, даже географически весьма удаленных друг от друга, районов материковой части их общего ареала.

В основных чертах материковые песцы Евразии могут быть краниологически охарактеризованы следующим образом.

Череп средних размеров (рис. 7 и 10), довольно широкий и высокий. Кондилобазальная длина его у взрослых особей 114—132 мм (самцы) и 111—127 мм (самки). Морда относительно длинная, 43—48% кондилобазальной длины черепа. Межглазничная область широкая. Посторбитальные отростки умеренной величины, посторбитальное сужение черепа выражено не резко. Черепная коробка довольно высокая и широкая. Высота ее равна 36—43%, а ширина 34—41% кондилобазальной длины. Гребни черепа не достигают большого развития, но выражены вполне ясно. Проксимальные концы носовых костей заканчиваются на уровне верхней границы лобных отростков верхнечелюстных костей или несколько ниже ее и редко выше. Фронтальный диаметр второго настоящего коренного, верхней челюсти обычно больше, реже равен или меньше расстояния от внутреннего края этого зуба до вырезки fossae mesopterygoidea.

Остановимся вкратце на возрастных изменениях в черепе материковых песцов. Череп новорожденного (рис. 1), помимо весьма мелких общих размеров, характеризуется округлой и вздутой мозговой капсулой, короткой и широкой мордой. Скуловые дуги слабо выдаются в стороны и ширина черепа в этой области лишь незначи-

тельно превышает ширину мозговой коробки. Посторбитальных отростков нет, отсутствует и посторбитальное сужение черепа. Профиль затылочной части округлый. Все черепные швы выражены совершенно ясно. Гребни не развиты. Зубов нет.

В дальнейшем череп не только увеличивается в своих общих размерах, но, благодаря неравномерному росту отдельных частей, постепенно утрачивает свои пер-



Рис. 1. Череп новорожденного материкового песца (вид сверху)

Рис. 2. Череп щенка материкового песца (вид сверху)

Рис. 3. Череп щенка материкового песца (вид сверху)

воначальные пропорции и конфигурацию (рис. 2, 3, 4 и 5). Череп растет в длину значительно быстрее, чем в ширину и высоту. Поэтому относительная ширина черепной коробки, ширина черепа в скуловой области и между глазниц, ширина морды и от-



Рис. 4. Череп молодого материкового песца (вид сверху)

Рис. 5. Череп полувзрослого материкового песца (вид сверху)

носительная высота черепа достигают максимума именно у новорожденных особей, далее, с возрастом, более или менее быстро снижаясь. Так, например, ширина черепной коробки падает с 61% кондилобазальной длины у новорожденных до 34—41% у взрослых, скуловая ширина — с 63% до 50—56% и т. д.

Рост черепа в длину также не равномерен. Лицевая часть его (морда) растет

значительно быстрее, чем мозговая часть. В связи с этим, по мере роста, относительная длина морды возрастает от 38% кондилобазальной длины у новорожденного до 43—48% у взрослых.

Параллельно упомянутым изменением идут облитерация швов, разрастание черепных гребней и посторбитальных отростков.



Рис. 6. Череп взрослого песца с о. Шпицбергена (вид сбоку)

Значительно отличаются от материковых песцы с о. Шпицбергена (рис. 6 и 9). В свое время Баррет-Гамильтон и Бонгот (Barret-Hamilton and Bonhote [5], а позднее Труссар (Trouessart) [21] и С. И. Огнев [15] отмечали, что эти песцы уступают по

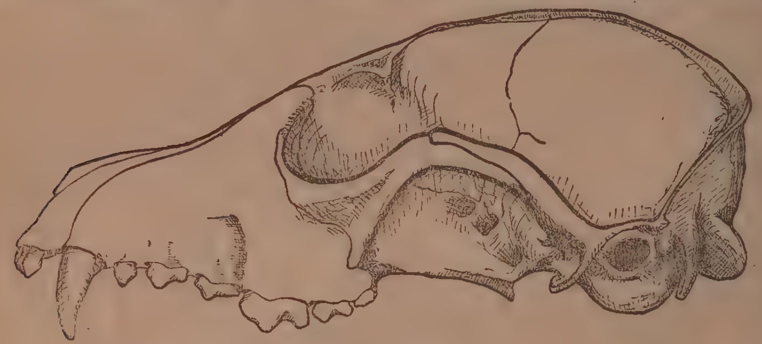


Рис. 7. Череп взрослого материкового песца (вид сбоку)

своим размерам материковым и что размеры черепа у них соответственно меньше. Судя по 11 черепам взрослых животных, имевшихся в нашем распоряжении, кондилобазальная длина черепа варьирует от 105 до 120 мм. В среднем они примерно на

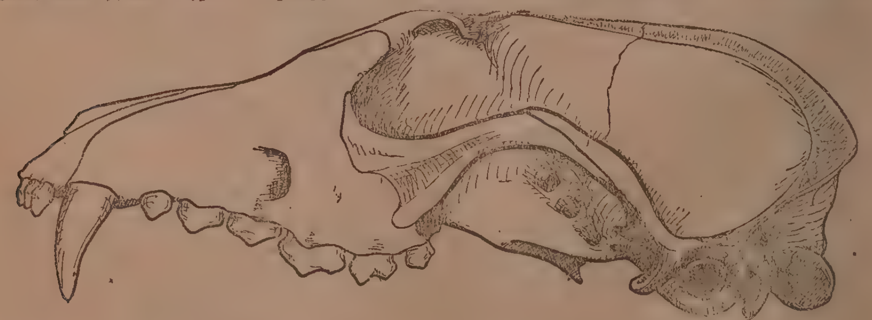


Рис. 8. Череп взрослого песца с о. Беринга (вид сбоку)

6 мм меньше черепов материковых песцов. Различия по данному признаку совершенно реальны и указывают на свойственные этому островному песцу мелкие размеры. Помимо этого, песцы Шпицбергена отличаются от материковых более короткой мордой (42—45% кондилобазальной длины), относительно более округлой, несколько вздутой и широкой мозговой коробкой, более короткими носовыми костями, сравнительно небольшими посторбитальными отростками и слабо выраженным сужением черепа

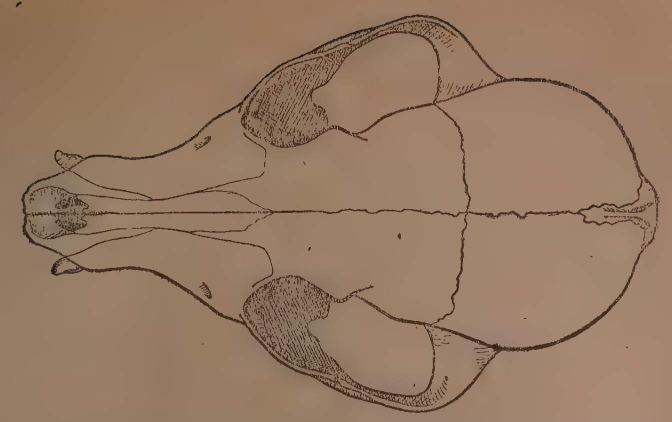


Рис. 9. Череп взрослого песца с о. Шпицбергена (вид сверху)



Рис. 10. Череп взрослсго материкового песца (вид сверху)

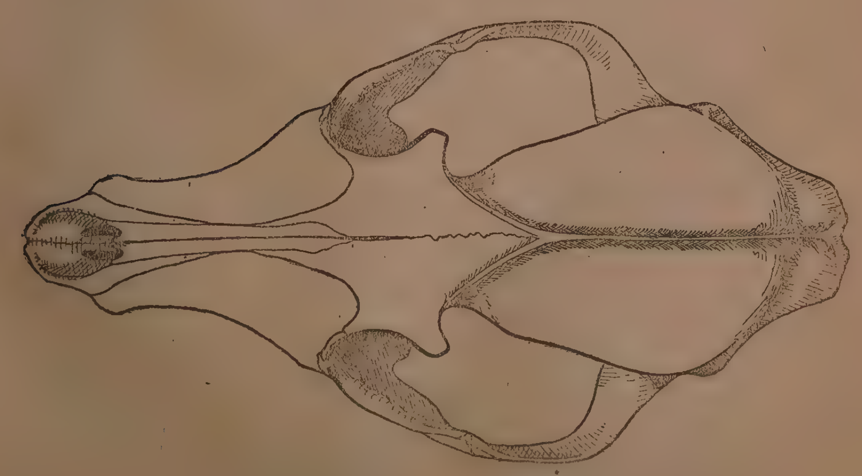


Рис. 11. Череп взрослого песца с о. Беринга (вид сверху)

в посторбитальной части его. Кроме того, обращают на себя внимание слабое срастание париетального шва, остающегося более или менее хорошо заметным почти у всех взрослых особей, и крайне слабое развитие черепных гребней.

Весьма любопытно, что все эти признаки свойственны также и материковым песцам, но не взрослым особям, а молодым, исчезая в дальнейшем их развитии. Таким образом, характерной особенностью песцов о. Шпицбергена служит сохранение ими во взрослом состоянии целого комплекса ювенильных черт в строении черепа. Если не обращать внимания на обозначающееся у взрослых особей стирание зубов, то череп взрослого песца с о. Шпицбергена почти невозможно отличить от черепа субадультной особи с материка.

К шпицбергенскому подвиду Миллер (G. S. Miller, 1912) относит также песцов Гренландии и Исландии. Материала из этих районов в нашем распоряжении не было и высказаться определенно об их краниологической структуре мы не можем.

Труссар [21], К. А. Сатунин [16] и С. И. Огнев [15] считают песцов Новой Земли идентичными песцам ю. Шпицбергена. Мы имели в своем распоряжении серию черепов с Новой Земли, состоящую из 87 экземпляров. Столь солидный материал позволяет нам рассмотреть вопрос о новоземельских песцах с достаточной полнотой.

Сравнение этих черепов с черепами шпицбергенских песцов совершенно ясно показывает, что первые отличаются от последних большей величиной. Так, кондилобазальная длина у них составляет 113—136 мм, т. е. практически не отличается от таковой у материковых песцов. Равным образом песцы Новой Земли лишены во взрослом состоянии тех ювенильных черт, которые уже отмечались нами выше для песцов Шпицбергена. Биометрическое сравнение их с черепами материковых песцов обнаруживает отсутствие каких-либо реальных размерных или структурных различий. Таким образом, краниологически песцы Новой Земли должны быть признаны идентичными не шпицбергенским, а материковым песцам.

Такую же картину дает изучение черепов песцов с Северной Земли, Ново-Сибирских островов и о. Врангеля. Сравнивая их с черепами материковых песцов, мы не могли обнаружить различий между ними.

Значительно более резки краниологические различия между материковыми песцами и песцами с Командорских островов. Установленные первоначально Мерриемом (H. Merriam [13]), описавшим песцов с островов Беринга и Медного в качестве особого вида Alopex beringensis, они были позднее подвергнуты основательному анализу С. И. Огневым. Однако ни Меррием, ни Огнев, выделивший песцов о. Медного в особый подвид, не отмечали каких-либо различий в краниологической структуре животных обоих этих островов. Как нам удалось установить, песцы эти краниологически все же не идентичны и по некоторым признакам хорошо отличаются друг от друга. Это побуждает нас, при сравнении с материковыми песцами, рассматривать медновских и беринговских песцов в отдельности.

При сопоставлении черепов медновских песцов с материковыми прежде всего обращает на себя внимание явное превосходство первых по своим общим размерам. Кондилобазальная длина у них составляет 116—139 мм (самцы) и 116—131 мм (самки). Вместе с тем имеется и ряд структурных различий. Так, череп медновских песцов уже в скуловой части и в области черепной коробки, высота его меньше, носовые кости короче, посторбитальные отростки и посторбитальное сужение выражены сильнее, зубы крупнее. Черепные гребни весьма мощны, особенно развивающиеся на месте ламбдовидного шва и межтеменной кости. Весьма характерной особенностью медновских песцов нужно считать сильное укорочение носовых костей, достигающее особенно высокой степени у самок и обусловливающее меньшую абсолютную и относительную длину их. Этим признаком медновские песцы хорошо отличаются не только от материковых, но и от беринговских. Более подробно на анализе этого признака мы остановимся ниже.

Песцы о. Беринга отличаются от материковых еще сильнее, чем медновские (рис. 8 и 11). Кондилобазальная длина у беринговских самцов составляет 121—139 мм, у самок 116—134 мм. Различия в структуре черепа тоже весьма значительны и сводятся, в основном, к следующему: подобно медновским, череп беринговских песцов в скуловой области и в области черепной коробки уже, чем у материковых, высота его меньше, посторбитальные отростки и посторбитальное сужение выражены сильнее, зубы крупные, черепные гребни развиты сильнее. Но отличий по длине носовых костей они не обнаруживают.

Основным дифференциальным признаком между песцами островов Медного и Беринга служит именно длина носовых костей. Так, абсолютная длина их у самцов с о. Беринга составляет 41—57 мм, у самок 41—50 мм, У медновских самцов длина носовых костей 36—45 мм; у самок 34—44 мм. Вычисленный для этого признака M. diff. составляет у самцов 8,18 и у самок 8,84.

Эти различия в абсолютной длине носовых костей получают отражение и в пропорциях их. Так, у беринговских самцов длина носовых костей составляет 32—42%, а у самок 32—41% кондилобазальной длины, тогда как у медновских песцов она колеблется у самцов от 30 до 35%, а у самок от 28 до 32%. У самок, следовательно, различия в длине носовых костей выражены резче, чем у самцов.

Установленные нами особенности обусловлены неодинаковым развитием проксимальных концов носовых костей у этих островных песцов: у медновских (рис. 12) про-

ксимальные концы носовых костей не выступают за пределы верхней границы лобных отростков верхнечелюстной кости, а в большинстве случаев и вовсе ее не достигают, заканчиваясь более или менее значительно ниже. У беринговских же песцов (рис. 13) верхние концы носовых костей или оканчиваются на уровне верхней границы лобных отростков верхнечелюстной кости или даже значительно выдаются за их пределы, клинообразно внедряясь между лобными костями. Ниже границы лобных отростков носовые кости заканчиваются у беринговских песцов крайне редко.



Рис. 12. Строение носовых костей у песцов о. Медного

Анализ командорских песцов по признаку положения проксимальных концов носовых костей по отношению к верхней границе лобных отростков дает следующие цифры (в процентах от общего количества исследованных черепов данного района):



Рис. 13. Строение носовых костей у песцов о. Беринга

	о. Беринг	о. Медный
Носовые кости оканчиваются выше верхней границы лобных отростков	33,7	00,0
Носовые кости оканчиваются на уровне верхней границы лобных отростков	50,6	14,8
Носовые кости оканчиваются ниже верхней границы лобных отростков	15,7	85,2

В заключение нам остается рассмотреть еще один краниологический признак, которому С. И. Огнев придает большое значение для дифференциации командорских песцов от остальных песцов Евразии. Мы имеем в виду размеренные соотношения между фронтальным диаметром второго настоящего коренного зуба верхней челюсти и расстоянием от внутреннего края этого зуба до края вырезки fossa mesopterygoidea. По Огневу, фронтальный диаметр второго настоящего коренного у командорских песцов меньше или равен расстоянию от него до fossa mesopterygoidea.

Изучение этого признака у песцов о. Беринга дало следующую картину:

27 экз.—54% — фронтальный диаметр m^2 меньше, чем расстояние от этого зуба до края fossa mesopterygoidea

16 экз.—32%— « « « равен этому расстоянию
7 экз.—14%— « « « больше этого расстояния

50 исследованных песцов с о. Медного распределились по этому же признаку следующим образом:

36 экз.—90% — фронтальный диаметр m^2 меньше, чем расстояние от этого зуба до края fossa mesopterygoidea

2 экз.—5%— « « « равен этому расстоянию
2 экз.—5%— « « « больше этого растояния

73% исследованных нами черепов материковых песцов действительно имели больший фронтальный диаметр второго настоящего коренного, чем расстояние от этого зуба до края fossa mesopterygoidea, но у остальных 27% он равен или меньше, и, следовательно, они по данному признаку сходны с песцами Командорских о-вов[1].

Заканчивая на этом краниологическую характеристику песцов островов Беринга и Медного, надо подчеркнуть, что констатированные у них особенности строения черепа имеют совершенно иной характер, нежели наблюдающиеся у песцов о. Шпицбергена. Сохранения во взрослом состоянии черт инфантилизма мы здесь уже не обнаруживаем. Наоборот, увеличение общих размеров черепа, относительное сужение его в скуловой части и в области черепной коробки, меньшая высота ее, сильное развитие посторбитальных отростков и резкое посторбитальное сужение, наряду с мощным развитием черепных гребней и более сильным срастанием швов, скорее должны рассматриваться как нечто противоположное инфантилизму, как известный гиперморфизм. Если череп взрослого шпицбергенского песца по своим общим размерам, пропорциям и конфигурациям сходен с субадультными материковыми особями, то то же можно сказать и по отношению последних к командорским песцам: череп взрослого материкового песца представляет собой как бы субадультную стадию командорского.

Таковы краткие результаты произведенного нами анализа географической изменчивости в строении черепа песцов. Они показывают, что признаки краниологической структуры, которые были использованы рядом предшествующих авторов для видовой систематики песцов, в действительности не носят того стойкого характера, который в них были склонны видеть ранее. Те краниологические особенности, которые Меррием и С. И. Огнев считали свойственными исключительно командорским песцам, по существу встречаются и у материковых. Различие заключается лишь в том, что признаки, весьма типичные для песцов о. Беринга и о. Медного и широко у них распространенные, у материковых проявляются в виде личных изменений. Таким образом, песцы Командорских островов и материка Евразии краниологически связаны друг с другом личными уклонениями и в целом ряде случаев весьма трудно различимы. Ознакомление с литературными данными подтверждает это же обстоятельство и для общих размеров и веса тела. Нам представляется, что было бы более целесообразным рассматривать песцов Евразии как один вид, образующий несколько более или менее хорошо выраженных локальных форм: 1) Alopex lagopus lagopus Linnaeus 1758, распространенный на Евразиатском материке и островах Северного полярного моря к востоку от Земли Франца Иосифа; 2) Alopex lagopus spitzbergensis Barret-Hamilton and Bonhote 1898, обитающий в Гренландии, Исландии, на Шпицбергене, повидимому также на Земле Франца Иосифа; 3) Alopex lagopus beringensis H. Merriam 1902, распространенный на о. Беринга; 4) Alopex lagopus semenovi С. И. Огнев 1931, обитающий на о. Медном.

Установленные географические изменения в размерах и строении черепа позволяют также высказать некоторые соображения о характере формообразования у песцов в условиях островного обитания.

Современный ареал распространения песца охватывает обширную полосу тундр, окаймляющих с севера Европейско-Азиатский материк и Америку. Кроме того, песец распространен также на большинстве островов Северного полярного моря и северной части Тихого океана. Южная граница ареала в общих чертах совпадает с северной границей лесной

полосы. Таким образом, ареал песца может рассматриваться как типичный кругополярный.

Образование ареала песца в его современной форме должно быть отнесено, повидимому, к послеледниковой эпохе. Во время ледниковой трансгрессии песец был распространен гораздо шире, и, подобно некоторым другим формам, встречался значительно южнее, чем в настоящее время. Палеонтологические данные свидетельствуют, что в палеолите песец был распространен по всей Европе (до Крыма включительно) и значительной части Сибири.

Песец принадлежит к числу форм, обладающих высокой вагильностью. Общеизвестны периодические и эпизодические странствования, предпринимаемые этими животными. Анализ причин, побуждающих песцов к таким перемещениям, во многом еще не достаточно ясный, не входит в задачу настоящей статьи. Для нас гораздо более существенно, что во время подобных странствований песцы способны покрывать огромные расстояния, встречаясь далеко за пределами своего нормального ареала. Известны, например, случаи забега песцов на юг до Ленинграда [К. Бер (Baer)] [3], появление их в Олонецкой губернии (М. Н. Богданов [6]), в Тверской губернии. По сообщению В. Иохельсона [11] в 1896 г. песец был обнаружен на реке Рассохе, притоке реки Коркодана (Колымский край), в 1500 км южнее тундры. По С. А. Бутурлину [7], песец встречается иногда у Средне-Колымска. В. Н. Скалон [18] указывает случаи добычи единичных экземпляров песцов южнее Нарыма. Л. М. Цецевинский сообщает, что в пределах б. Уральской области песец зимой расширяет свой ареал на 1—2° к югу, отдельные же экземпляры заходят еще южнее: так, известны случаи добычи песцов под Ныробом и Сургутом, на 61° с. ш. При желании количество примеров подобного рода можно было бы значительно увеличить.

Забеги песца происходят не только на юг, но и на север. Описания арктических путешествий изобилуют указаниями на встречи песцов в очень высоких широтах. Упомянем лишь о Нансене (1897), обнаружившем присутствие песцов на 85° с. ш., в области дрейфующего льда и в значительном отдалении от ближайшей суши.

Странствования песцов не ограничиваются, естественно, только меридиональным направлением. Совершенно несомненны перемещения их в широтном направлении и при этом на очень большие расстояния. Замечательной иллюстрацией размаха подобных странствований служат некоторые результаты мечения песцов, производившегося в 1937—1939 гг. на Ямале, опубликованные В. Сдобниковым [17]. По данным этого автора, всего было помечено 172 песца, в возрасте от 2 до 2½ месяцев. Из общего количества меток ко времени опубликования В. Сдобниковым своего сообщения была возвращена 31 метка. Это позволило установить, что помеченные песцы расселялись с Ямала в самых различных направлениях: 4 откочевало на север, 5 — на северо-запад, 3 — на запад, 12 — на юго-запад, 2 — на юг и 1 — на северо-восток. Некоторые особи успели за время от момента мечения до момента добычи их пройти весьма значительные расстояния. Так, например, самец № 215, помеченный около фактории Лаборовая 17 августа 1937 г., через 31 месяц был добыт на Новой Земле, в губе Архангельской, пройдя за это время около 1000 км. Другой самец (№ 127), помеченный в том же районе, через 3 месяца 18 дней был добыт в Тиманской тундре, на расстоянии 900 км от места мечения. Самец № 1412 и самка № 1422, помеченные в районе Нового Порта, через 4½ месяца были добыты в устье Печоры, т. е. тоже в 900 км от места мечения.

Широкая вагильность песцов если и не приводит к заметному увеличению размеров общего ареала, то во всяком случае определяет широкий контакт между популяциями различных районов. В пределах Евразиатского материка мы практически не имеем географически изолиро-

ванных популяций, ибо при перемещениях в широтном направлении песцы не встречают сколько-нибудь существенных географических преград. В этом мы видим одну из основных причин, обусловливающих краниологическую и, повидимому, также размерную однотипность материковых песцов и их систематическое единство. Важным фактором также служит свойственное вообще тундрам однообразие экологических условий.

Как мы уже упоминали выше, общий ареал песца включает отдельные островные ареалы различных размеров, находящиеся в различной степени изоляции от материковой части ареала.

Наименьшая степень изоляции наблюдается в отношении островов Северного полярного моря. В высоких широтах огромные массивы дрейфующего льда держатся в течение всего года. В зимние месяцы, в связи с понижением температуры и усилением процесса ледообразования, дрейфующим льдом покрывается большая часть поверхности этого моря. У берегов образуется полоса неподвижного льда — припай, иногда достигающий значительной ширины. Эти ледовые массивы, достигающие своей наибольшей величины именно в зимнее время, когда передвижения песцов весьма интенсивны, несомненно служат миграционными путями, по которым идет перекочевка песцов. Такие острова, как Колгуев, Вайгач, Новая Земля, Новосибирские и др., расположенные неподалеку от материка, в зимний период соединены с ним неподвижным и дрейфующим льдом, по которому песцы могут перемещаться; следовательно, может осуществляться контакт между материковой и островными популяциями. Случаи перекочевок песцов с островов на материк и в обратном направлении хорошо известны и многократно описаны в специальной зоологической и охотоведческой литературе. Здесь, как мы видим, почти совершенно стирается основная черта островного обитания — изоляция от материка. В подобных условиях, разумеется, нет почвы для сильного формообразовательного процесса, одним из важнейших факторов которого является географическая изоляция.

Более других островов в Европейской Арктике (не считая Гренландии) изолирован от материка Шпицберген. Южная часть Баренцова моря, находящаяся под влиянием Гольфштрима, не заполняется льдом в таких количествах, которые бы могли обеспечить контакт песцов Шпицбергена с песцами северной и северо-западной Европы. Связь здесь может осуществляться скорее с Землей Франца Иосифа и Новой Землей по дрейфующим льдам, обильным в северной части Баренцова моря на протяжении большей части года, и далее, по вытянутым в меридиональном направлении островам Новой Земли и через о. Вайгач — с материком. Подобный контакт между песцами Шпицбергена и песцами Новой Земли и материка безусловно возможен, хотя размеры его, может быть, и не следует преувеличивать. Во всяком случае полной географической изоляции здесь не осуществляется. Именно этим обстоятельством, повидимому, объясняется, что песец Шпицбергена представляет собой лишь относительно слабо выраженную форму.

Гораздо более сильно осуществляется географическая изоляция песцов на Командорских островах. Появление сколько-нибудь значительных массивов льда в этой части Тихого океана — явление исключительно редкое. Возможность заноса материковых песцов на Командорские острова с дрейфующими льдами представляется нам весьма мало вероятной. Гораздо больше оснований имеется для того, чтобы рассматривать популяции песцов островов Беринга и Медного как полностью изолированные от материковой.

Геологическая история Командорских островов в общем еще недостаточно ясна. Исследования Даусона (Dawson [8] и Морозевича (Morozewiez [14]) касаются только ее древнейшего периода и не охва-

тывают более позднего времени. Поднятие Командорских островов (или той части суши, в состав которой они входили) произошло в конце олигоцена — начале миоцена. Что же касается их дальнейшей судьбы, связей с материком или другими островами, времени и причины утраты этих связей, то вопрос этот не может считаться освещенным с достаточной полнотой.

Некоторые позднейшие исследователи склоняются к признанию существования еще недавних связей Командорских островов с северо-восточной Азией. Так, А. Н. Криштофович [12] считает, что Командорские острова отделились от Камчатки в связи с теми разломами, которые произвели расчленение северо-восточной Азии и обусловили прорыв в области Берингова пролива и отделение от Азиатского материка Сахалина, Японских и некоторых других островов. Б. Н. Елисеев [10] также относит отделение Командорских островов от Азиатского материка ко второй фазе послеледникового погружения. В пользу приведенных воззрений говорит также бо́льшая близость наземной, пресноводной и литоральной фауны этих островов к фауне Восточной Сибири и Камчатки, нежели островов Алеутской гряды (А. Я. Тугаринов [20], А. М. Дьяконов [9], А. П. Андрияшев [1]).

Таким образом, изоляция командорских песцов от материковых наступила, повидимому, в сравнительно недавнее постгляциальное время. Следовательно, те существенные различия в краниологической структуре и размерах тела, которые были нами отмечены выше для командорских песцов, не могут быть объяснены просто древностью изоляции их от материковых. Наоборот, на примере песцов с о. Шпицбергена и Командорских островов можно убедиться, что в этом конкретном случае решающее значение имеет не столько возраст изоляции, сколько полнота ее осуществления и, следовательно, темп формообразования. Так, в условиях неполной изоляции — на Шпицбергене — мы имеем только слабо выраженный подвид, а в условиях полной изоляции — на Командорских островах — резко выраженные подвиды (по мнению некоторых других авторов, нами не разделяемому, даже вид).

Далее, на примере песцов Шпицбергена и Командорских островов мы можем констатировать, что ход развития у этих островных популяций был совершенно различен. Если в одном случае результатом его явился инфантилизм, то в другом, наоборот, появились признаки гиперморфизма. Повидимому, на характере формообразовательного процесса сильно сказывается, в условиях островного обитания, не столько фактор географической изоляции, сам по себе способствующий главным образом сохранению и концентрации появляющихся уклонений, сколько у с л о в и я с у щ е с т в о в а н и я, свойственные тому или иному острову. В особенности, как это нам представляется, в данном случае большое значение имеют условия питания.

По мнению большинства исследователей, занимавшихся изучением биологии песцов, питание их весьма разнообразно и видовой состав объектов питания очень обширен. Пищу песцов составляют мелкие наземные млекопитающие, птицы, пресноводные рыбы и морские животные, преимущественно обитатели литорали. Судя по имеющимся в литературе сведениям, в некотором количестве поедается ими и растительная пища. По существу говоря, в песце мы имеем достаточно типичный пример полифагии.

Размеры настоящей статьи не позволяют нам детально анализировать кормовой режим песцов. Поэтому мы ограничимся указанием, что основная роль в питании этих животных принадлежит на материке, повидимому, мелким грызунам. Численность последних, как это известно, подвержена весьма резким периодическим колебаниям, в связи с чем условия питания песцов в различные годы сильно меняются. Ряд авторов считает, что колебания численности песцов, равно как и при-

чины их массовых эпизодических переселений находят себе объяснение в смене урожайных и неурожайных лет у леммингов и некоторых других грызунов.

В связи с этим годы, когда условия питания благоприятны, чередуются с годами, когда песцы испытывают более или менее сильный недостаток в пище даже в летние месяцы, наиболее в этом отношении обильные. Достаточно хорошо известны случаи, когда к началу зимы — времени наиболее высокой упитанности — песцы остаются худыми.

Особенно сильно сказывается недостаток пищи в зимние месяцы, когда в поисках ее песцы бывают вынуждены откочевывать на юг, в область лесо-тундры, и на север, к морским побережьям. Но на юге песец сталкивается с крайне для него неблагоприятным состоянием снегового покрова: свойственная последнему в лесной области рыхлость, отсутствие наста затрудняют движения песца и, повидимому, служат основным препятствием к обитанию его в лесной полосе. Напомним, что забеги песцов на юг обычно совершаются по долинам рек, где снег значительно более плотен. На севере, в области морского побережья, в зимние месяцы литоральная зона обычно скрыта под образующимся вдоль большинства берегов Евразии припайным льдом, так что песец бывает вынужден либо кормиться около полыней или разводий, либо довольствоваться более или менее случайными выбросами мертвых животных.

На о. Шпицбергене, где наземная фауна млекопитающих крайне бедна (кроме песца только сравнительно немногочисленный северный олень), песцы несомненно находятся в гораздо худших условиях питания, чем на материке. Если в летние месяцы в пище их большой удельный вес может принадлежать птицам, в этот период на Шпицбергене довольно многочисленным, то в течение всего остального года песцы бывают вынуждены довольствоваться экскрементами и трупами северных оленей или морскими животными. На западном побережье Шпицбергена, находящемся под влиянием Гольфтшрима, литоральная фауна довольно богата, но широкому использованию песцами кормовых ресурсов ее препятствуют, повидимому, крутые берега, отвесно обрывающиеся к морю. Восточная часть Шпицбергена, более благоприятная по рельефу, имеет, однако, слабо развитую литораль, к тому же большую часть года скрытую под льдом. Все это в совокупности создает весьма неблагоприятные условия существования для песцов, по нашим представлениям приближающиеся к пессимуму.

На Командорских островах условия питания гораздо более благоприятны, уклоняясь уже не в сторону пессимума, как на Шпицбергене, но в сторону оптимума. Фауна наземных млекопитающих на Командорских островах весьма бедна, ограничиваясь лишь песцом, к которому на о. Беринга присоединяется многочисленная там полевка. Орнитофауна островов довольно богата и служит несомненно мощным источником пищи для песцов. Кроме того, как сообщает И. И. Барабаш-Никифоров, на о. Беринга «существенную роль в летнем питании играет заходящая в речки для нереста лососевая рыба». Несмотря на указанные выше обильные источники пищи, основным поставщиком ее является море. Хорошо развитая литораль, незамерзающее в течение круглого года море, большие лежбища морских млекопитающих, имеющиеся на берегах островов, создают песцам весьма благоприятные условия питания. И действительно, все исследователи биологии командорских песцов единодушно признают за продуктами моря первенствующее значение в питании их.

Благодаря незамерзающему морю песцы Командорских островов избавлены от острого недостатка пищи в зимний период, столь обычного для материковых и шпицбергенских песцов. Наконец, нельзя упускать из внимания, что на протяжении почти двух последних столетий песцы

получили дополнительный мощный источник питания в виде туш добываемых на этих островах морских зверей.

Косвенным подтверждением нашего предположения об особо благоприятных условиях существования песцов на Командорских островах могут служить также следующие факты. По подсчетам В. К. Арсеньева, на о. Беринга в 1923—1925 гг. было, примерно, 1125—1630 песцов, что при площади этого острова в 1500 км² составляет приблизительно 1 песец на 1 км². Сходная плотность песца имеется и на о. Медном. Совершенно несомненно, что о такой плотности песцов на материке нет речи и что подобная насыщенность ими Командорских островов может иметь место лишь при высоком обилии кормовых ресурсов.

Наконец, изучая краниологию командорских песцов, мы могли констатировать, что довольно большой процент среди них составляют особи с очень сильно выраженными старческими признаками, в частности с почти совершенно сношенными зубами. Самый факт доживания животных до глубокой старости возможен лишь при очень ослабленной конкуренции, что, повидимому, имеет место на Командорских островах и скорее всего может быть объяснено изобилием кормовых ресурсов.

Таким образом, констатированные нами различные направления развития песцов на Шпицбергене и Командорских островах совпадают с кардинальными различиями в условиях существования их. У песцов Шпицбергена, находящихся в неблагоприятных условиях существования, приближающихся в пессимуму, мы наблюдаем уменьшение общих размеров тела и черты инфантилизма, у песцов Командорских островов, живущих в благоприятных условиях,— увеличение общих размеров, и, наоборот, некоторые черты гиперморфизма.

Вообще песцы не следуют сколько-нибудь заметно правилу Бергмана, а, наоборот, даже как бы противоречат ему. Действительно, наиболее крупные расы вида свойственны Командорским островам с их относительно более мягким климатом. Материковые песцы Евразии, живущие в условиях несравненно более сурового климата, заметно уступают им по размерам, и, наконец, песцы Шпицбергена и, повидимому, также Гренландии представляют собой весьма мелкую расу, несмотря на свойственные этим областям достаточно низкие температуры. Чтобы конкретно представить себе, насколько велики здесь различия в размерах, достаточно вспомнить, что средняя величина общей длины черепа у шпицбергенских песцов равна 120,32 мм, а у беринговских — 134,76 мм.

Надо иметь в виду, что правило Бергмана есть лишь одна из широко распространенных форм реакции организмов на этот фактор внешней среды, но не единственная и не универсальная. В конечном итоге тому же делу терморегуляции служат самые различные приспособления. Сюда должны быть отнесены изменения в длине конечностей и придатков тела, рассматривающиеся правилом Аллена, может быть даже, в известной степени, изменения окраски. Но и они не исчерпывают всего имеющегося разнообразия в формах приспособления млекопитающих к температурным условиям. Здесь необходимо указать на чрезвычайно широко распространенные среди них изменения волосяного покрова. Повидимому, эта последняя форма приспособления и имеет место у песцов, волосяной покров которых варьирует очень сильно. Замечательно, что песцы Шпицбергена известны как раз своим исключительно густым мехом, превосходящим в этом отношении и материковых и командорских песцов.

Что же касается констатированных нами у песцов своеобразных географических изменений в размерах тела, то они повидимому, могут быть объяснены следующим образом. В результате селективного действия естественного отбора, особенно энергически действующего в условиях, близких к пессимуму, сохраняются животные

с небольшими размерами тела, могущие довольствоваться абсолютно меньшими количествами пищи. Таково, повидимому, направление действия естественного отбора среди песцов Шпицбергена и, отчасти, Евразиатского материка, устраняющего крупные варианты изменчивости, закрепление которых оказалось возможным в более благоприятных условиях Командорских островов.

Выводы

1. Песцы всего материка Евразии, даже в наиболее географически удаленных друг от друга частях его, краниологически сходны между собой.

2. Песцы о. Шпицбергена отличаются от материковых мелкими размерами и сохранением во взрослом состоянии комплекса ювенильных особенностей.

3. Песцы Командорских островов отличаются от материковых большими размерами и чертами гиперморфизма в строении черепа. Песцы островов Беринга и Медного различаются между собой по длине носовых костей. Последние у беринговских песцов более длинны, и проксимальные концы их оканчиваются на уровне верхней границы лобных отростков верхней челюстной кости или даже значительно выдаются за ее пределы, внедряясь между лобными костями. У медновских песцов проксимальные концы носовых костей не выступают за пределы верхней границы упомянутых отростков, а в большинстве случаев заканчиваются ниже ее.

4. Песцы Евразии должны рассматриваться как единый вид, образующий четыре географические расы: 1) Alopex lagopus lagopus Linnaeus, 1758 — Евразиатский материк и острова Северного полярного моря, к востоку от Земли Франца Иосифа; 2) Alopex lagopus spitzbergensis Barret-Hamilton and Bonhote, 1898 — о. Шпицберген, повидимому, также Земля Франца Иосифа, Гренландия и Исландия; 3) Alopes lagopus beringensis H. Merriam, 1902 — о. Беринга; 4) Alopex lagopus semenovi С. И. Огнева, 1931 — о. Медный.

5. Различный характер изменений, наблюдающихся у песцов о. Шпицбергена и песцов Командорских островов, обусловлен, повидимому, кардинальными различиями в условиях существования.

6. У песцов о. Шпицбергена, живущих в условиях, приближающихся к пессимуму, наблюдается уменьшение общих размеров и инфантилизм, у песцов Командорских островов, живущих в благоприятных условиях,— увеличение общих размеров и гиперморфизм.

7. В результате селективного действия естественного отбора, особенно энергичного в условиях, близких к пессимуму (о. Шпицберген), сохраняются животные с небольшими размерами тела, довольствующиеся абсолютно меньшими количествами пищи. Закрепление крупных вариантов изменчивости оказалось возможным в более благоприятных условиях существования (Командорские острова).

Литература

1. Андрияшев А. П., Очерк зоогеографии и происхождения фауны рыб Берингова моря и сопредельных вод, 1939.— 2. Арсенъев В. К, Командорские острова, Рыбные и пушные промысла Дальнего Востока, 1923.— 3. Baer K. Nachricht v. d. Erlegung eines Eisfuchses etc., Bull. Scient. publ. par l'Acad. Imp. de St. Pet., IX, 1842.— 4. Барабаш-Никифоров И. И., К биологии командорского песца, Труды Арктического института, 1937.— 5. Barret-Hamilton G. E. and Bonhote J. L, On two subspecies of the Arctic Fox, Annals and Magaz. of Nat. Hist., s. 7, 1, 1898.— 6. Богданов М. Н., Охотничьи и промысловые звери и птицы Европейской России, Охота и коннозаводство, 13—14, 1873.— 7. Бутурлин С. А., Наблюдения над млекопитающими, сделанные во время Колымской экспедиции 1905 года, Дневник Зоол. отд. О. Л. Е. А. и Э., Новая серия, 1, № 5, 1913.— 8. Dawson G., Geological notes on some of the coast and Islands of Bering Sea and vicinity, Bull. Geol. Soc. Am., v. 5, 1893.— 9. Дьяконов А. М., Фауна пядениц (Lepidoptera, Geometridae) Камчатки, Ежегодник Зоологического музея АН СССР, XXXII, 1931.— 10. Елисеев Б. Н., Геологическая история Берингова моря, 1935.—

11. Иохельсон В., Очерк зверопромышленности и торговля мехами в Колымском округе, Восточно-Сибирский отдел РГО, Труды Якутской экспедиции, отд. III, т. X, ч. 3, 1898.— 12. Криштофович А. Н., Геологический обзор стран Дальнего Востока, 1932.— 13. Merriam H., Four New Arctic Foxes, Proceed. Biol. Soc. of Washington, 1902.— 14. Morosewicz J., «Komandory» studjum geograficznoprzyrodnicze, 1925.— 15. Огнев С. И., Звери Восточной Европы и Северной Азии, 1932.— 16. Сатунин К. А., Определитель млекопитающих Российской империи, 1914.— 17. Сдобников В., Опыт массового мечения песцов, Проблемы Арктики, № 12, 1940.— 18. Скалон В. Н., Песец на Томском Севере, «Охотник», № 12, 1928.— 19. Суворов Е. К., Командорские острова и пушной промысел на них, 1912.— 20. Тугаринов А. Я., К вопросу о формировании островных фаун, Известия Академии Наук, 1936.— 21. Trouessart E. L., Faune des mammifères d'Europe, 1910.— 22. Цецевинский Л. М., Материалы по экологии песца Северного Ямала, Зоологический журнал, т. XIX, вып. 1, 1940.

GEOGRAPHICAL VARIABILITY IN THE SKULL STRUCTURE OF THE EURASIAN POLAR FOX

By V. I. ZALKIN

Department of mammaliology, Zoological Museum of the Moscow University

SUMMARY

The study was carried out on over 1200 individuals from different parts of the area of distribution. The conclusions are as follows.

1. Craniologically, polar foxes of Eurasia are similar throughout the continent, even in geographically most distant regions.

2. The Spitzbergen polar foxes are distinguished from the continental ones by their small size and a number of juvenile peculiarities persisting in adults.

3. Polar foxes of the Commandor islands differ from the continental ones by their large size and cranial hypermorphism. Polar foxes of Bering and Medny islands differ from one another in the length of the nasal bones. In the Bering's foxes they are longer their proximal ends terminating at the upper boundary of the frontal processes of the maxilla or even greatly protrude beyond it intervening between the frontal bones. In the Medny polar foxes the proximal ends of the nasal bones do not protrude beyond the upper boundary of the above processes and mostly terminate below it.

4. The Eurasian polar foxes belong to one species forming four geographical races:

A. Alopex lagopus lagopus Linnaeus, 1758. The Eurasian continent and the islands of the Northern Polar Sea eastside the Land of Franz-Joseph.

B. Alopex lagopus spitzbergensis Barret-Hamilton and Bonhote, 1898. Spitzbergen, apparently also the Land of Franz-Joseph, Greenland and Iceland.

C. Alopex lagopus beringensis H. Merriam, 1902, Bering's island.

D. Alopes lagopus semenovi S. I. Ognev, 1931, Medny island.

5. The difference in the variations displayed by the Spitzbergen and Kommandor polar foxes is apparently due to cardinal difference in their surroundings.

6. In the Spitzbergen polar foxes whose surroundings approach a pessimmum there is noted decrease of size and infantilism while the Kommandor race with its more favorable surroundings is distinguished by an increase in the body size and hypermorphism.

7. Owing to natural selection which is particularly active under conditions close to pessimum (Spitzbergen) animals with a small body size are preserved which are satisfied with absolutely lesser amounts of food. Survival of larger variants proved possible under more favorable conditions (Kommandor islands).

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIII 1944 ВЫП. 4

ГРЫЗУНЫ — РАСХИТИТЕЛИ ЛЕСНЫХ СЕМЯН

П. А. СВИРИДЕНКО

Институт зоологии Московского государственного университета

Значение мышевидных грызунов как расхитителей лесных семян чрезвычайно велико. В годы массовых появлений грызунов под влиянием деятельности их не только происходит общее резкое сокращение количества самосева в лесу, но довольно серьезно нарушается соответствие отдельных его компонентов [15, 16, 17]. Еще большую отрицательную роль различные виды мышевидных грызунов играют в местах искусственного разведения леса на новых площадях, а также возобновления его на лесосеках.

Практика многих леспромхозов показывает, что весьма часто гибнет бо́льшая часть высеваемых древесных пород. Особенно большие убытки от грызунов несет лесное хозяйство при разведении таких ценных пород, как съедобный каштан, пробковый дуб, фундук, бук и др. Например, проблема разведения в СССР весьма ценного и нужного для отечественной промышленности пробкового дуба не могла быть разрешена в течение ряда лет по той лишь причине, что все высеваемые желуди этого дуба почти нацело растаскивались мышевидными грызунами. Так, в 1934—1935 гг. в Сочинском районе из числа высеянных желудей пробкового дуба взошло только 7,5%, в 1936 г.— 4,2%, а в 1938 г. все высеянные семена были полностью растащены и уничтожены грызунами. Научной конференции по проблеме культуры пробкового дуба в СССР, созванной в Сухуми в 1938 г., пришлось констатировать, что не только в Сочинском районе, но и в других местах, где организовывались плантации пробкового дуба, мышевидные грызуны сводили почти к нулю все затраты и труды по расширению на территории СССР площадей посевов этого ценного растения [13].

Но от грызунов, расхитителей посевного материала, несет убытки не только лесное хозяйство. Вредная деятельность их часто проявляется и в плодово-ягодном хозяйстве, где высеваемые в питомниках семена яблонь, груш, черешни и других культур нередко выбираются мышами и полевками. Аналогичное явление имеет место и в овощном хозяйстве, где особенно часто от грызунов страдают семена и всходы огурцов.

Проведенные нами наблюдения в природной обстановке и экспериментальные исследования показали, что мыши (A. flavicollis, A. agrarius Pall., A. sylvaticus L., M. minutus Pall., M. musculus L.) и полевки (M. arvalis Pall., P. majori Thos, Cl. glareolus) пользуются большим ассортиментом растительной и животной пищи. Вместе с тем у них наблюдается сезонность смены корма. Каждому виду присущи еще и некоторые особенности питания. В осенний же период, а также зимой семенной корм, как правило, становится преобладающим не только у таких стенофагов, как желтогорлая или лесная мыши, но даже и у полевок, которые в другое время питаются преимущественно зелеными частями растений и корнеплодами.

Большинство мышевидных грызунов растаскивает древесные семена, лежащие на поверхности или посаженные в землю, но некоторые виды, как, например, A. flavicollis и A. sylvaticus добывают их с деревьев еще до момента созревания их и опадения. Не раз мы наблюдали, как лесная мышь взбиралась на ветви фундука и собирала орехи. Желтогорлые мыши (A. flavicollis ponticus Svir. и A. flavicollis samaricus Ogn.) не только лазают по ветвям кустарников, но в поисках пищи взбираются и на деревья. На Черноморском побережье мы неоднократно видели желтогорлую мышь на высоте 10—12 м. Этот вид даже поселяется на деревьях, выбирая для своего жилища дупла старых деревьев, находящиеся иногда на высоте нескольких метров от поверхности земли.

Размер вредной деятельности мышевидных грызунов как расхитителей семян зависит от видового состава и плотности населения популяции, обитающей на той или иной площади, а также от наличия другого корма (зелени, корнеплодов, насекомых и пр.).

Помимо того количества семян, которое ежесуточно уничтожается грызунами на месте, ими еще уносится много семян в норы, где они делают запасы, достигающие огромных размеров (иногда до 10—15 кг в норе) [20]. При этом надо заметить, что нередко запасы, собранные грызунами в норах и дуплах, съедаются не целиком и загнивают. Семена, попавшие в землю и проросшие, продолжают служить кормом. В Туапсинском лесхозе (участок Челепсе) 14 июля 1940 г. в дупле старого каштана, в котором обитали самец и самка A. flavicollis, нами было обнаружено 479 экз. семядолей проросших желудей, сгрызенных мышами и затащенных в убежище. Из них около одной трети были уже черны и начинали загнивать.

Надо заметить, что сгрызание у проросших желудей семядолей и утаскивание их является распространенным видом вредной деятельности мышей A. flavicollis и A. sylvaticus в весенний период года.

Инстинкт запасания корма у мышевидных грызунов еще слабо изучен. В литературе имеются лишь отдельные наблюдения преимущественно о составе и размерах кормовых запасов, обнаруживаемых в убежищах отдельных видов грызунов. Здесь, повидимому, имеют значение не только видовые, но возрастные и половые различия, а также время года. Как правило, инстинкт запасания корма у многих видов наиболее ярко проявляется в осеннее время, в период созревания и опадания семян.

Немаловажное влияние на пробуждение инстинкта запасания оказывает наличие конкуренции. В качестве примера мы можем привести следующие наблюдения над A. flavicollis samaricus Ogn., жившей в большом садке, где имелось естественное убежище — нора в пне срубленного дерева. В течение двух недель в садок помещались в избыточном для питания количестве желуди дуба и ежедневно мышь утаскивала в нору от 3 до 6 штук. Когда же в садок была помещена вторая мышь, то в первую же ночь весь запас желудей (50 штук), находившийся в виварии, был перетащен в нору; в последующие дни в течение недельного периода наблюдений мыши ежесуточно утаскивали от 30 до 40 желудей.

Интересные результаты опытов на запасание пищи различными видами мышей нами получены были в экспериментальных условиях.

Эти и последующие опыты нами проводились в 1940 г. на Хостинской плантации пробкового дуба в специальных больших вивариях из проволочной сетки, расположенных в лесу и имевших естественный растительный покров и естественные убежища для грызунов. Каждый такой виварий заселялся отдельным видом грызунов. Помимо естественного корма, имевшегося в садках в виде растительного покрова, в качестве подкормки в виварий подкладывались желуди, буковые орехи и каштаны.

В такие виварии, где раздельно были размещены и обжились A. flavicollis, A. agrarius и A. sylvaticus, мы клали большое количество желудей, часть которых ежедневно утаскивалась мышами в их убежища. В результате, в течение 9 дней наблюдений, две A. sylvaticus (самец и самка) ежесуточно утаскивали от 87 до 249 желудей и запасли у себя в норе 1483 экз. (рис. 1). Самец A. flavicollis за 16 дней собрал в своем убежище 1492 желудя, а самка, жившая в отдельном виварии, за 11 дней накопила 595 штук. За сутки эти мыши утаскивали от 25 до 180 желудей (рис. 2). Иная картина наблюдалась в виварии, где обитали полевые мыши A. agrarius, которые в течение двухнедельного

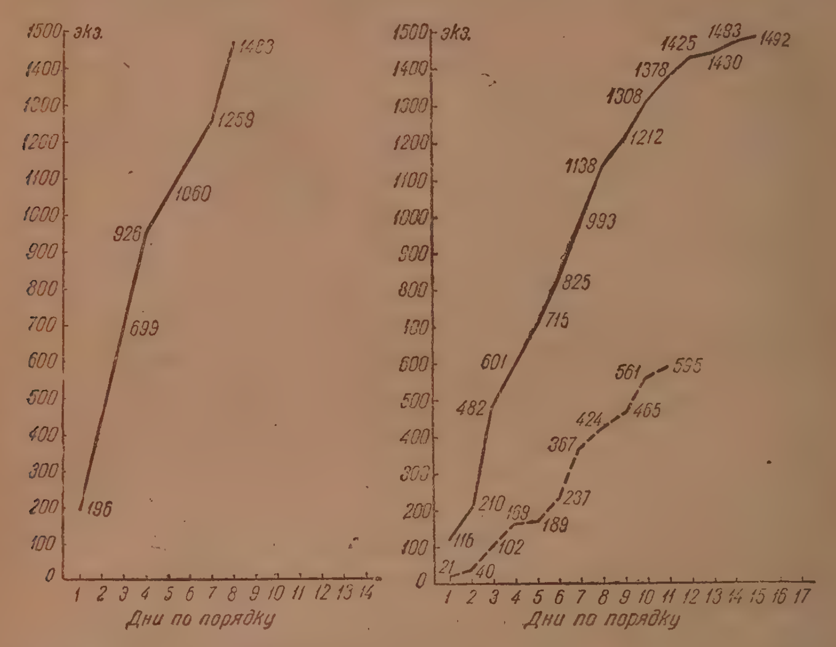


Рис. 1. Динамика накопления запаса желудей A. sylvaticus ciscausicus Ogn. (самец и самка за время с 5.XI по 14.XI.1940)

Рис. 2. Динамика накопления запаса желудей A. flavicollis ponticus Svirid. — A. flavicollis ♂ (с 25.X по 12.XI.1940), — — — — A. flavicollis ♀ ad. (с 2.XI по 12.XI 1940)

периода скопили в своих норах всего — самец 27 и самец и самка, жившие совместно, 39 желудей (рис. 3).

У A. flavicollis (рис. 2) и A. sylvaticus (рис. 1) динамика накопления запаса корма была почти одинакова. Оба вида затрачивали в течение суток большую энергию, стараясь перетаскивать в свои убежища возможно большее количество желудей. A. agrarius ежедневно утаскивала количество желудей, равное суточной или двухсуточной потребности в них. Надо заметить также, что у первых двух видов все запасенные желуди были целые, в то время как у A. agrarius они в той или иной степени оказывались надгрызанными, так что это был по существу не запас впрок, а пища, потребная лишь на текущее время. Грызун, не заботясь о сохранности запаса, не доев один желудь, начинал грызть второй, третий и т. д.; на другой день он затаскивал в свою нору еще несколько желудей и поступал с ними так же.

Мы, к сожалению, не имели возможности продолжить наши опыты в течение более длительного периода, а также провести аналогичные наблюдения над другими видами грызунов и над грызунами одного и того же вида, но разных возрастных групп. У нас имеются лишь от-

дельные наблюдения над молодыми A. flavicollis и A. sylvaticus, указывающие что они менее охотно делают запасы корма, нежели взрослые.

В продолжение всего эксперимента происходило накопление запаса желудей у A. flavicollis и A. sylvaticus. Осталось неясным — до какого же предела могло итти накопление, если бы опыты продолжались и в виварии подкладывались бы новые порции желудей.

В природной обстановке грызунам приходится, конечно, затрачивать неизмеримо большее количество энергии и времени, в сравнении с тем, какое они затрачивали в условиях нашего эксперимента, где им не надо было бегать далеко от своего убежища в розысках корма, так как он

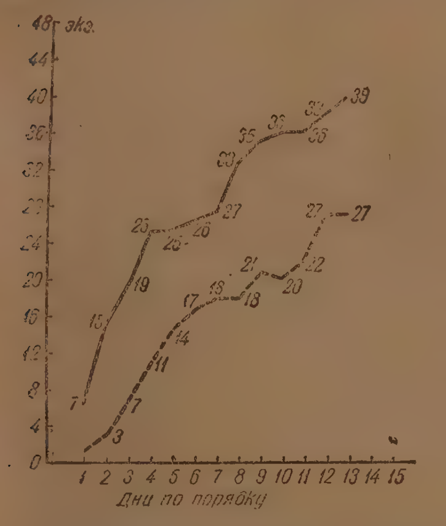


Рис. 3. Динамика накопления запаса желудей A. agrarius Pall. (X — XI.1940). ——— ♀ ♂, жившие совместно; —·— ♂, живший отдельно

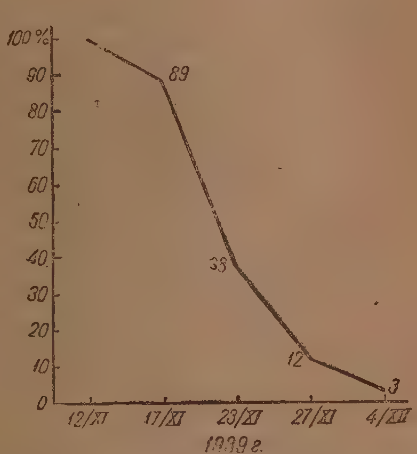


Рис. 4. Убыль в результате растаскивания грызунами желудей пробкового дуба, посаженных на Кудепстенской плантации (остаток в процентах к высеянному количеству)

был в изобилии разложен всего на расстоянии 3 м от их жилья. Однако и в естественных условиях, как мы уже отмечали, грызуны собирают большие запасы, и происходит очень быстрое растаскивание как самосева, так и высаженных семян дуба, бука, каштана и др.

В целях выявления скорости растаскивания грызунами посевного материала нами в ноябре 1939 г. на Кудепстенской плантации пробкового дуба на площади в 800 м² на нормальных посадочных площадках были разложены и прикрыты листьями жолуди пробкового дуба. По существу был произведен почти нормальный посев их, с той лишь разницей, что жолуди были прикрыты не землей, а — для удобства наблюдений — листьями. Расхищение жолудей мышами протекало весьма быстро: на 22-й день на посадочных площадках осталось всего лишь 3% семян (рис. 4).

На участке, где были разложены жолуди, обитало два вида грызунов — A. flavicollis и A. agrarius, количественное соотношение видов было одинаково, а относительная плотность населения невелика (5,1% попадания в ловушко-сутки). Рассмотренные ранее результаты наших наблюдений в экспериментальных условиях показали, что A. agrarius в сравнении с A. flavicollis уносит в один и тото же период в 35 раз меньшее количество жолудей. Учитывая к тому же, что A. agrarius поедает большое количество насекомых, а также мелких семян, которых на поляне было много [14], естественно предположить, что убыль

желудей на поляне происходила главным образом за счет деятельности A. flavicollis.

Делалось много попыток найти способы к предотвращению огромного ущерба, причиняемого мышами и полевками лесному и плодовому хозяйству. Однако, если такие меры, как окопка канавами питомников, ограждение их проволочной сеткой, давали некоторые результаты, то в местах возобновления леса на больших открытых местах — лесосеках и полянах — эти меры в силу их громоздкости и дороговизны не могли быть использованы. Кроме того канавы и проволочная изгородь защищают более или менее надежно только от полевок. Для хорошо лазающих и прыгающих лесных мышей эти преграды оказываются легко преодолимыми. Вести борьбу с лесными мышевидными грызунами при помощи отравленных ядами приманок ввиду большой подвижности зверьков и скрытности мест их обитания также трудно. Кроме того, этот метод в отношении лесных грызунов еще весьма мало разработан.

Предложения высевать желуди только в урожайные для дуба годы, «когда мыши легко находят желуди на поверхности и не трогают высеянных и зарытых в землю», а также высевать желуди в весеннее время, «когда мышей меньше» [4], тоже далеко не оправдали себя. Попытки применить другие средства, как то: обмазывание желудей, керосином, дегтем, загущенный посев, поздний посев в мерзлую землю и прочие, также не дали удовлетворительных результатов.

Неудачи в борьбе с грызунами — расхитителями семян — повели к отказу от непосредственного посева семян в местах лесовозобновления и лесоразведения и к переходу на культуру дуба и других ценных пород в питомниках с последующей пересадкой уже молодых окрепших растений. Это трудоемкое мероприятие значительно удорожило стоимость работ по лесоразведению. При пересадке молодые деревца требуют времени для их приживания на новом месте, кроме того происходят отставание в росте, медленный прирост древесины, нередко же часть саженцев заболевает и гибнет. Все это является серьезнейшим препятствием к быстрому осуществлению того большого плана работ по лесовозобновлению и лесоразведению, какой утвержден у нас в СССР. К тому же, хотя лесные питомники находятся под строгим наблюдением и лучшей защитой, чем все другие лесные участки, однако и там высеваемые семена часто становятся достоянием грызунов.

В последнее время внимание исследователей было привлечено к пересмотру ранее рекомендованных и поискам различных новых химических веществ с острыми запахами, которыми можно было бы обрабатывать семена, делая их непривлекательными для грызунов. В этом направлении были испытаны каменноугольные смолы, креозот, нефть, нафталин, свинцовый сурик [6, 19, 8, 5, 12, 3].

Голосовым [2] в Тульских Засеках был поставлен одновременно опыт сравнительного испытания многих веществ. Он обрабатывал желуди следующими веществами: карболовой кислотой, лизолем, скипидаром, древесным и минеральным дегтем, дегтем с нафталином, нефтью, марганцовокислым калием, соляной и азотной кислотой и некоторыми другими. Эти вещества испытывались безотносительно влияния их на всхожесть семян. На участке, где высевались желуди, преобладала A. flavicollis, но встречались другие лесные мыши и полевки. Ни одно из испытанных веществ не предохранило желудей от растаскивания их грызунами.

Многие из примененных химических веществ несомненно отпугивают грызунов, но слабо удерживаются на плотных и гладких оболочках семян, выделяемые же ими запахи быстро ослабляются, адсорбируясь землей, и в результате обработанные семена неизбежно становятся вполне доступными для грызунов. Пределы же применения этих отпугивающих веществ весьма ограничены, так как высокие концентрации могут привести к понижению всхожести семян и даже к гибели их.

В последнее время была сделана попытка защиты семян от грызунов при помощи создания на них специальной охранительной оболочки. Такие опыты применительно к охране пробкового дуба были проделаны Л. С. Филимоновым [22]. Им было испробовано битое стекло с различными клее-обволакивающими веществами — шеллаковые, цементные, клеевые, смоляные, жидкостеклянные, маслянистые, каучуковые, свинцово-суриковые замазки и смеси. Из них в лабораторных условиях лучшие результаты дало жидкое стекло, которое быстро затвердевает на воздухе и не дает слишком прочной оболочки, которая бы влияла на всхожесть семян. Однако при проверке в производственных условиях на площади в 0,5 га в Абхазском лесхозе битое и жидкое стекло не оправдало себя. Повидимому оно быстро растворялось в почвенной влаге и охранная оболочка теряла свое значение: мыши откапывали и уносили высеянные желуди.

Кроме того, для защиты желудей пробкового дуба были испытаны различные прикрытия их при посадке: бамбуковые, бумажные — гудронированные и гончарные стаканчики-колпаки, металлические трубки и консервные банки [21, 3]. Наиболее широкое применение на плантациях пробкового дуба нашли гончарные стаканчики.

Нами уже отмечалось [17], что гончарные колпачки не всегда предохраняют жолуди от расхищения их лесными грызунами. Кроме того, гончарные колпачки создают для прорастающих жолудей отличающийся от нормальной среды микроклимат, что нередко приводит к загниванию или увяданию молодых растений. Подобная массовая гибель проростков пробкового дуба наблюдалась на Хостинской плантации в 1938—1939 гг. По данным обследований, произведенных там же весною 1904 г., 53% из числа высеенных осенью 1939 г. жолудей не дало всходов. Из них до 20% по нашим выборочным обследованиям было расхищено грызунами, остальные же погибли на различных стадиях прорастания или же совсем не давши ростка.

В 1939 г. заведующий Гагринской рощей пробкового дуба В. А. Григоренко предложил новый метод защиты посева жолудей при помощи колючки-иглицы Ruscus aculiatus. Этот метод в условиях Гагринской пробковой рощи давал хорошие результаты [3]. Осенью 1939 г. по этому способу были высеяны жолуди пробкового дуба на 900 посевных площадках на Хостинской плантации и на площади около 2 га на Челепсинском участке Туапсинского лесхоза. При обследовании нами Челепсинского участка в июне 1940 г. выявлено было, что лишь небольшое число высеянных жолудей имело всходы, в остальных же посадочных гнездах обнаружены были мышиные норы, по которым мыши проникали к заграждающей жолуди колючке, перегрызали ее стебли и отдельными кусками вытаскивали на поверхность. В этот период наблюдались и свежие погрызы, произведенные мышами, которые таким же путем преодолевали колючку и поедали семядоли жолудей пробкового дуба при наличии уже развившихся растений. На Хостинской же плантации высеянные в 1939 г. в «колючку» жолуди к весне 1940 г. были полностью растащены мышами.

Разноречивые результаты применения Ruscus побудили нас провести в 1940 г. экспериментальные исследования с учетом видового состава грызунов. С этой целью мыши A. flavicollis, A. agrarius и A. sylvaticus были раздельно помещены в виварии, имевшие естественный растительный покров и убежище для грызунов. После того как зверьки осваивались в своих убежищах, на посадочной площадке высевались под различными прикрытиями жолуди дуба, каштаны или же буковые орехи.

Вначале нами был поставлен опыт на выяснение способности грызунов разыскивать семена, зарытые в землю. Для этого в删вивариях, где были поселены в одном — самец и самка A. sylvaticus ciscaucasicus Ogn., а в другом самец A. flavicollis ponticus Svirid., были посажены на глубину 5 см жолуди; сверху они были прикрыты небольшими гончарными стаканчиками так, что стенки стаканчиков входили в землю тоже на глубину 5—6 см и таким образом окружали посаженные жолуди в земле со всех сторон. Жолуди были доступны для грызунов только снизу. Вперемежку с посаженными таким образом жолудями в шахматном порядке были вкопаны такие же глиняные стаканчики, под которыми жолудей не было. Все стаканчики располагались на расстоянии 0,5 м друг от друга.

В обоих197вивариях при троекратной повторности опыта мыши подкапывались только под те стаканчики, под которыми в земле зарыты были жолуди, и уносили их. Лишь возле трех стаканчиков из 30, под которыми не были закопаны жолуди, A. sylvaticus сделала небольшие копки глубиной в 2—3 см и оставила их.

В результате ряда опытов с наиболее вредоносными видами мышей (лесная мышь — A. sylvaticus ciscaucasicus, желтогорлая черноморская мышь — A. flavicollis ponticus) было установлено, что эти виды мышей очень хорошо, быстро и совершенно безошибочно различают места закопки в землю желудей, каштанов и буковых орехов, делая над самым местом закопки ход в землю. При этом прикрытие посевного материала существенно не влияет на быстроту нахождения мышами закопанных семян.

К сожалению, этот опыт нам не пришлось продолжить с иными видами грызунов, но некоторые другие наблюдения, проведенные над A. agrarius, свидетельствуют, что этот вид обладает значительно меньшей способностью разыскивать в земле семенной корм, чем A. flavicollis и A. sylvaticus.

В дальнейшем вивариях, заселенных раздельно этими тремя видами мышей, нами производились нормальные посадки желудей, каштана и буковых орехов с различными мерами защиты. Нами испытаны были следующие механические прикрытия: а) обыкновенный гончарный колпачек (стаканчик), применявшийся в последние годы при посадке желудей; б) гончарные стаканчики, вновь предложенные (Правдин, Будянский) в 1940 г., модернизированные, больших размеров и с боковыми и верхними отверстиями; в) прикрытие желудей колючкой-рускус по способу Григоренко в двух комбинациях: свежей и предварительно высушенной; г) стаканчики из оцинкованной проволочной сетки высотой 17 см при диаметре 8 см, предложенные автором настоящей статьи (рис. 5).

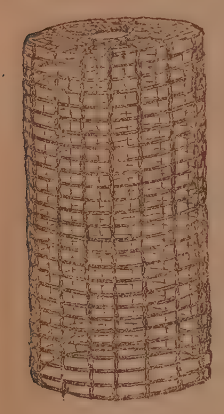


Рис. 5. Проволочный стаканчик

В результате этих опытов установлено, что ни один тип предложенных гончарных стаканчиков не гарантирует сохранности посева от грызунов. Быстрота растаскивания желудей из-под стаканчиков находится в зависимости от наличия корма на поверхности, а также от биологических особенностей каждого вида мышей. Так, при недостатке корма на поверхности желтогорлая и лесная мыши добывали его из-под стаканчиков в течение первой же ночи. Полевая мышь (A. agrarius) быстро добывала из земли желуди, посаженные без прикрытия, но из-под стаканчиков выбирала их не сразу, иногда только на второй, третий день.

Опыты укрытия семян рускусом показали, что мыши желтогорлая и лесная быстро добирались до колючки, свободно перегрызали ее на отдельные куски, вытаскивали ее через свои ходы на поверхность и уничтожали посеянные желуди. Что же касается третьего вида — A. agrarius, — то обычно она проделывала ход до колючки, но не трогала ее даже при полном отсутствии корма в садке: колючка являлась непреодолимой преградой для нее. Из этого можно заключить, что способ механической защиты посева желудей от мышей при помощи рускуса может давать положительные результаты только в тех местах, где имеется полевая мышь, но отсутствуют лесная и желтогорлая мыши.

Качественный и количественный состав грызунов, обитающих в Гагринской роще пробкового дуба, где применявшийся В. А. Григоренко рускус давал хорошие результаты, не изучен. Можно предположить, что там преобладает полевая мышь; возможно, что там имеются также другие виды, которые, подобно полевой мыши, препятствия из рускуса преодолеть не могут. Лесная же мышь — A. sylvaticus ciscaucasicus Ogn. — там отсутствует. На Хостинской же плантации, где доминирую-

щим видом является черноморская желтогорлая мышь, и в Туапсинском лесхозе при доминанте черноморской желтогорлой мыши и обилии лесной мыши способ защиты посевов дуба рускусом естественно не может давать положительных результатов.

Во всех опытах, как при наличии корма в садке на поверхности почвы, так и при отсутствии его, т. е. при голодании мышей, изготовленные нами колпачки из проволочной сетки всеми тремя видами грызунов преодолены не были. Посеянные под прикрытием колпачков из проволочной сетки жолуди, каштан и буковые орехи оказывались в полной сохранности.

Теоретическое объяснение этого явления заключается в следующем. Как установлено, мыши быстро находят местоположение посевматериала в земле, независимо от того, прикрыт ли он гончарным, проволочным стаканчиком или рускусом или же не прикрыт ими. При защите проволочным стаканчиком посаженного семени мышь, ощущая его запах, подходит к стаканчику и начинает рыть землю вдоль стенки. Дойдя до уровня расположения жолудя и ощутив его запах в непосредственной близости, она останавливается и начинает грызть проволочную сетку — непреодолимое для нее препятствие. При дальнейшем же углублении вдоль стаканчика она начинает ощущать запах семени слабее, что заставляет ее вернуться на прежнее место, т. е. к точке наиболее короткого расстояния между семенем и стенкой сетки. Здесь имеет значение размер ячейки сетки, которая должна быть не очень мелкой, такой, чтобы грызун свободно мог засовывать свои резцы в ячейку и грызть ее в надежде достать близко лежащую пищу. Нами применялась сетка с ячейками размером $0{,}5 \times 1$ см. При прикрытии высеенных семян гончарным стаканчиком мышь ощущает запах их через верхнее отверстие и снизу. Через верхнее отверстие, если оно большое, она иногда достает семя; обычно же, привлекаемая запахом его, роет ход вниз, вдоль стенки стаканчика до конца плотной преграды, а затем подкапывается под него. Испытанные нами гончарные стаканчики с четырьмя и восемью продольными рядами боковых круглых отверстий (диаметром 0,5 см) свободно преодолевались так же, как и обыкновенные гончарные колпачки. Причиной этому является, во-первых, то, что мыши, чувствуя через отверстия пищу (как и через проволочный стаканчик), но не имея возможности зацепиться резцами за стенку стаканчика, вынуждены углубляться до краев стаканчика и затем подрываются под него. Во-вторых, сам материал и структура гончарного колпачка являются такой плотной преградой, какая обычна для мыши в естественных условиях. Мыши легко и с быстротой обходят ее так же, как они обходят при рытье нор попадающиеся им камни.

После многократного испытания в больших садках защитных качеств сконструированных нами проволочных стаканчиков мы передали 100 стаканчиков в производственную проверку при посеве жолудей пробкового дуба на Хостинской плантации (ноябрь 1940 г.).

Ноябрь и декабрь 1940 г. на Черноморском побережье были теплы, высеянные жолуди начали быстро прорастать как в гончарных, так и в проволочных стаканчиках, причем развивалась не только корневая с... стема, но и стебель. В начале января выпали обильные осадки; 15... варя наступило резкое похолодание, температура упала до —9° С... увлажненная почва промерзала, и все жолуди, высеянные под... ными колпачками (массовый сев), на всей плантации погибли... под колпачками образовывался долго не оттаивающий л... Посеянные под прикрытием проволочных стаканчиков жо... лись от мышей и не погибли от неблагоприятных по... сложившихся в зиму 1940/41 г.: проволочная сетка ... ровала всходов от окружающей среды, и земля вну... таяла нормально.

Осенью 1941 г. была произведена массовая посадка желудей пробкового дуба в проволочных стаканчиках: все они сохранились и не были тронуты грызунами.

Применяя проволочный стаканчик, мы имеем возможность сохранить под его прикрытием не только прорастающий жолудь, но также и семядоли в весенний период, при наличии уже достаточно развитой вегетативной части всхода, так как колпачок при высоте 17 см зарывается в землю только на половину, часть же его находится над поверхностью земли. В верхней части проволочного стаканчика растение хорошо освещено и имеет возможность подняться и окрепнуть. При дальнейшем же росте всхода дуба и наличии при этом угрозы от мышей, верхняя часть проволочного стаканчика (дно) может быть открыта и надземная часть растения пропущена в образованное отверстие с таким расчетом, чтобы мыши не могли забраться сверху и повредить долго сохраняющиеся у дуба семядоли и прикорневую часть растения (рис. 6).

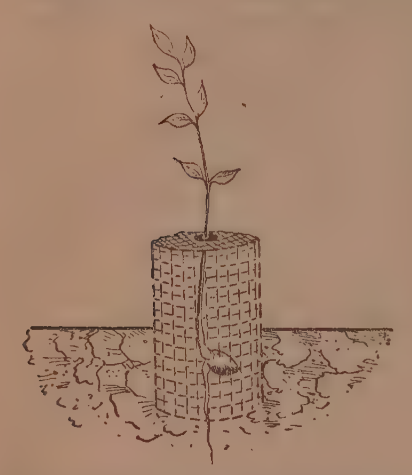


Рис. 6. Защита подземной и надземной частей растения от мышевидных грызунов

Выводы и практические предложения

1. Мыши (A. flavicollis, A. agrarius, A. sylvaticus, M. minutus, M. musculus) и полевки (M. arvalis, Cl. glareolus, P. majori), используя в течение года большой ассортимент растительной пищи и обладая видовыми и сезонными особенностями питания, в осенний и зимний периоды все в основном переходят на семенной корм и уничтожают его в большом количестве. Значение мышевидных грызунов как расхитителей семян древесных пород чрезвычайно велико.

2. Семена, попавшие в землю и проросшие, продолжают служить кормом для грызунов. Мыши (A. flavicollis, A. sylvaticus A. agrarius) имеют способность быстро находить зарытые в землю семена. Сгрызание семядолей у проросших желудей является распространенным видом вредной деятельности A. flavicollis и A. sylvaticus в весенний период.

3. Помимо семян, съедаемых на месте, мышевидные грызуны в большом количестве собирают их в своих убежищах. Инстинкт запасания семенного корма особенно сильно развит у A. flavicollis и A. sylvaticus, менее у A. agrarius.

4. Проведенные различными лицами опыты по обработке высеваемых семян (желудей) различными химическими веществами, обладающими сильным (отпугивающим) запахом, а также обволакивание семян ассой, содержащей битое стекло, не дали надлежащего результата щиты семян от грызунов.

Укрытие высаживаемых желудей в колючки — Ruscus aculiatus — раняет только от A. agrarius. Мыши A. flavicollis и A. sylvaticus ют иглицу на отдельные куски и утаскивают желуди, посеян- х укрытиях. Этот способ защиты желудей с успехом можно лько в тех местах, где имеется A. agrarius, но отсутствуют ышевидных грызунов.

ия в экспериментальных и производственных условиях дин тип из числа применявшихся гончарных стакан- ет сохранности посевного материала пробкового

дуба от грызунов. Наряду с этим прикрытие гончарными стаканчиками создает для всходов желудей пробкового дуба иные микроклиматические условия, в результате которых наблюдается при неблагоприятных условиях зимы полное вымерзание посевов (1940/41 г.) или же загнивание и увядание их (1938/39 и 1939/40 гг.). Поэтому от применения гончарных стаканчиков, рекомендованных всем плантациям пробкового дуба [9], необходимо отказаться.

7. Наилучшей из механических мер защиты высеянных желудей пробкового дуба является изготовленный нами проволочный стаканчик, испытанный и в экспериментальных и в производственных условиях против наиболее агрессивных видов мышей: черноморской желтогорлой, лесной и полевой; преимущество его заключается еще и в том, что он не нарушает нормальных условий прорастания и развития растения. Стоимость проволочного стаканчика ниже стоимости гончарного стаканчика. Проволочный стаканчик легок при переноске, прочен, может быть употребляем в течение нескольких сезонов и наряду с этим намного снижает трудоемкость работы при посадке желудей.

8. Проволочный стаканчик испытан для защиты посадок пробкового дуба, обыкновенного дуба, каштана и бука, но, конечно, он может быть с успехом применен также для защиты от грызунов иных семян лесных, садовых и других культур.

9. Широкое внедрение проволочного стаканчика в практику лесоводства позволит высевать многие семена древесных пород прямо в местах лесовозобновления и лесоразведения и отказаться от дорого стоящего метода предварительного культивирования растений в питомниках.

Литература

1. Альтум А., Мыши и значение их в лесном хозяйстве, Лесной журнал, вып. 7, 1884.— 2. Голосов Н. А., О предохранении посевов желудей от уничтожения мышами, Лесное хозяйство, № 5, 1938.— 3. Григоренко В. А., Способ сохранения древесных семян от мышей и полевок, Лесное хозяйство, № 9, 1940.— 4. Гузовский В. И., Хозяйства в нагорных дубравах Ильинского лесничества Казанской губернии, 1909.— 5. Дворецкий Т. Л., Выращивание сосны в питомниках Волжско-Камского края, Иошкар-Ола, 1937.— 6. Dixon J., Control of the California Ground Squirrel, Agric. Exp. Station, Berkley, California, Circul. 181, 1917.— 7. Жарков И. В., Экология и значение лесных мышей в лесах Кавказского заповедника, Труды Кавказского заповедника, 1929.— 8. Lantz D., Rodent pests of the farm U. S. A., Dep. of Agr. farm, Bull. 1, 1932.— 9. Мальцев М. П., Разведение пробкового дуба в Сочинском районе, Лесное хозяйство, № 12, 1940.— 10. Першаков А. А., Борьба с мышами в Нагорных дубравах, Известия Поволжского лесо-технического института, вып. 4, 1934.— 11. Он же, Борьба с мышами в лесном хозяйстве, Лесное хозяйство, № 5, 1940.— 12. Положенцев П. А., Окрашивание свинцовым суриком семян, Лесное хозяйство, № 11, 1939.— 13. Правдин Л. Ф., Некоторые особенности культуры пробкового дуба, Лесное хозяйство, № 8, 1939.— 14. Свириденко П. А., Факторы, определяющие распространение и эйритопность полевой мыши, Зоологический журнал, № 5, 1913.— 15. Он же. Питание мышевидных грызунов и значение их в проблеме возобновления леса, Зоологический журнал, № 4, 1940.— 16. Он же, Значение мышевидных грызунов при естественном и искусственном возобновлении леса, Лесное хозяйство, № 4, 1940.— 17. Он же, Грызуны — вредители пробкового дуба и роль лесокультурных мероприятий в ограничении их численности, Лесное хозяйство, № 6, 1940.— 18. Силантьев А. А., Вредная деятельность зайцев, водяных крыс и мышей, СПб., 1898.— 19. Silver J., Mouse Control in field and orchard, U. S. Dep. of Agr. farm, Bull. 1397, 1924.— 20. Степанов Н. Н., Древесные семена, их свойства, сбор и хранение, 1925.— 21. Треумов-Дрейзин А. Г., Об интродукции пробкового дуба на южном берегу Крыма, Лесное хозяйство, № 5, 1938.— 22. Филимонов Л. С., Применение стекла для предохранения посевов от мышей, Лесное хозяйство, № 3, 1929.

THE RODENTS AS PLUNDERERS OF SEEDS

By P. A. SVIRIDENKO

The Institute of Zoology of the Moscow State University

SUMMARY

1. The rôle of rodents in plundering the seeds of arboraceous plants is extremely great. It was shown by observations in nature and by experimental studies that mice (A. flavicollis, A. agrarius, A. sylvaticus, M. minutus, M. musculus) and voles (M. arvalis, Cl. glareolus, P. majori) use up during a year's time a great variety of plant food. While possessing some species and seasonal peculiarities of nutrition all of them feed in autumn and winter mainly on seeds which they consume in large quantities.

2. Seeds germinating in the soil are still used as food. A widely spread mode of noxious activity in A. flavicollis and A. sylvaticus in spring time is gnawing of cotyledons of the germinating acorns.

3. Besides seeds consumed at spot the rodents store great amounts of them in their burrows. The instinct of storing of seeds is particularly apparent in A. flavicollis and A. sylvaticus, and less in A. agrarius.

4. Mice (A. flavicollis, A. agrarius and A. sylvaticus) are able to detect promptly seeds buried in the earth.

5. The concealment of the habitats of the forest rodents and their high mobility make it difficult to combat them by means of poisoned baits. Moreover, this method has not as yet been developed for the forest conditions. No adequate results have so far been obtained by treating the seeds (acorns) with different substances with a strong (repelling) odor nor by enveloping the seeds with a mass containing minced glass.

6. The experiments show that neither of the potter'a vials so far proposed protecting germinating acorns of the cork-oak does secure them from the rodents.

7. Protection by means of prickles of Ruscus aculiatus is effective only with regard to A. agrarius. A. flavicollis and A. sylvaticus gnow the prickles into several pieces and carry away the acorns planted in such shelters. Mechanical protection by means of Ruscus aculiatus may well be used only in such places where there occurs A. agrarius Pall while other species are absent.

8. It was shown experimentally that oak acorns, chestnuts and beechnuts planted in soil under the protection of vials made of galvanized wire net (height 17 cm, diameter 8 cm, size of the loops 1×0.5 cm) are safely protected against the rodents. Industrial tests of the protective properties of the wire vials showed complete safety of the planted acorns of cork-oak with regard to the most dangerous mice — A. flavicollis, A. agrarius and A. sylvaticus. It will be noted that this vial did not disturb the normal conditions of germination and development of the plants.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXIII 1944 ВЫП. 4

МАТЕРИАЛЫ ПО ДИНАМИКЕ ПАРАЗИТОФАУНЫ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

I. Сезонность зараженности зайцев гельминтами и кокцидиями

С. П. НАУМОВ

Центральная лаборатория биологии промысловых зверей и птиц Наркомзага СССР

Современные знания динамики паразитофауны млекопитающих весьма несовершенны. Достаточно указать, что в вышедшей в 1940 г. сводке Скрябина и Шульца «Основы общей гельминтологии» [11] этому вопросу вовсе не отведено места, а в книге Догеля «Курс общей паразитологии», изданной в 1941 г. [4], приведены лишь немногие разрозненные примеры.

Настоящая работа посвящена паразитофауне двух видов зайцев: беляка (Lepus timidus L.) и русака (Lepus europaeus Pall.). Для получения материалов производились вскрытия зайцев (по методу Скрябина), добытых на опорных пунктах лаборатории в Вологодской и Кировской областях и Орджоникидзевском крае. Сборы велись в 1938—1939 гг. За это время добыто и вскрыто зайцев-беляков 406 экз., зайцев-русаков 122 экз. По месяцам материал распределяется следующим образом (только по взрослым зайцам):

Вид зайца	Месяцы											
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
L. timidus . . .	5	13	21	17	74	39	24	31	30	69	60	24
L. europaeus . .	12	11	11	10	2	4	18	14	9	21	5	5

В связи с недостатком материала за некоторые месяцы результаты вскрытий сведены по двухмесячникам. Принятые объединения месяцев различны для материалов из лесной и степной зоны, что диктуется особенностями их климата.

При вскрытиях обнаружены следующие виды эндопаразитов:

Nematoda

1. Protostrongylus kamenskyi Schulz (1930). 2. Pr. terminalis Passer. (1884). 3. Trichostrongylus instabilis (Rail, 1893). 4. Tr. retortaeformis (Zed., 1880). 5. Nematodirus aspinosus Schulz (1929). 6. Graphidium strigosum (Duj., 1845). 7. Trichocephalus leporis (Froel. 1789). 8. Passalurus ambiguus (Rud., 1819).

Cestodea

9. Cittotaenia pectinata (Goeze, 1782). 10. Taenia (Cysticercus) pisiformis (Bloch., 1780).

Trematoda

11. Dicrocoelium lanceatum (St. et Has., 1894). 12. Fasciola hepatica L. (1758).

Arachnoidea

13. Linguatula serrata (Froel., 1789).

Sporozoa

14. Eimeria leporis (Niesch., 1924).

Из перечисленных паразитов регулярно и в значительном количестве встречались лишь нематоды родов Protostrongylus. Trichostrongylus, Trichocephalus, оба вида цестод, ланцетовидная двуустка и кишечные

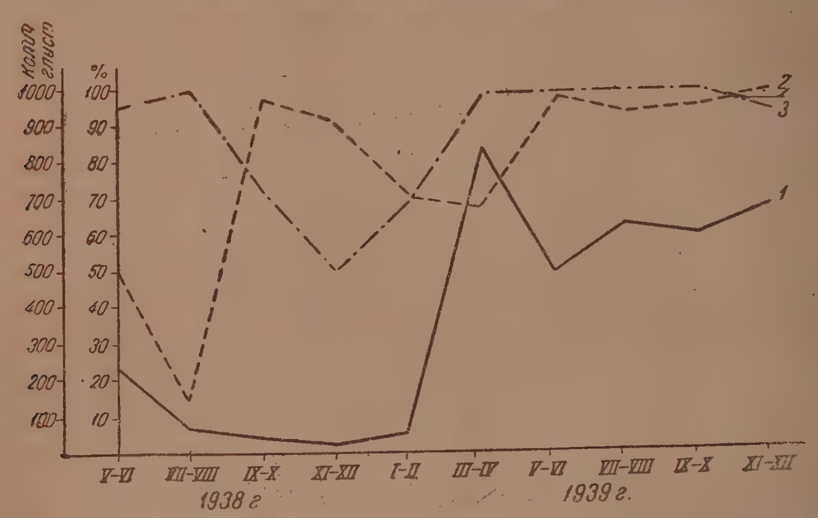


Рис. 1. Сезонные изменения зараженности зайцев-беляков в Вологодской области трихостронгилидами и кокцидиями в 1938 и 1939 гг. *1* — интенсивность инвазии трихостронгилидами, *2* — экстенсивность инвазии кокцидиями, *3* — экстенсивность инвазии трихостронгилидами

кокцидии. При этом легочные нематоды и трематоды обнаружены только у зайца-беляка, а власоглавы, наоборот,— у русака. Зараженность зайцев-русаков Cittotaenia и Trichostrongylus оказалась столь небольшой, что ее сезонные особенности не могли быть уловлены.

Рассматривая обобщенные результаты вскрытий (рис. 1—6), можно выделить три типа сезонной динамики инвазированности.

Кривые зараженности зайцев беляков Dicrocoelium, Cysticercus и Cittotaenia одновершинны, с максимумом в середине лета и в начале осени. Так же в общем одновершинны кривые сезонной зараженности Protostrongylus и Trichostrongylus зайца-беляка. Однако в этом случае максимум падает на конец зимы или на весну. Кроме того, намечается небольшой дополнительный пик в конце осени. Наконец, по третьему типу меняется в течение года зараженность русаков власоглавами, цистицерками и кокцидиями и зараженность кокцидиями же зайцев-беляков. Во всех случаях кривые двухвершинны. Хотя календарные сроки максимумов и минимумов при этом точно не совпадают, но все же в ходе кривых есть общие черты. Они состоят в том, что один пик приходится на весну или начало лета, второй — на осень. Соответственно минимумы наблюдаются в середине лета и в середине зимы.

Наибольший интерес представляет анализ причин сезонности инвазии легочными и кишечными нематодами (Trichostrongylus), которые показали неожиданную картину нарастания инвазии только с осени, когда возможности заражения отнюдь не могут считаться оптималь-

ными (рис. 1 и 2) Этому несоответствию мы находим следующее объяснение.

Яйца и личинки трихостронгилид весьма неустойчивы к влиянию метеорологических факторов и, в частности, к низким температурам. Завадовский [5] установил, что в фекалиях яйца гибнут при температуре —8°, при —4° развитие яиц останавливается. Кроме того, при температуре ниже 6° подвижность личинок столь незначительна, что заражение становится маловероятным. В районе наших работ[1] в апреле, мае и отчасти даже в июне температурные условия препятствовали развитию яиц и личинок и заражению ими зайцев. Невозможность реинвазии зимой и весной, наряду с естественным отмиранием паразитов в орга-

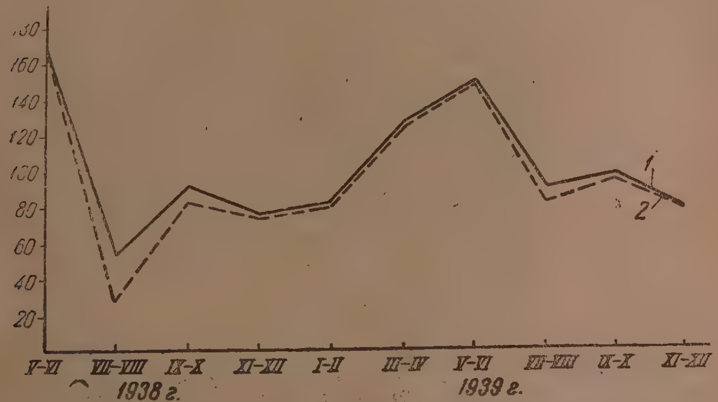


Рис. 2. Сезонные изменения зараженности зайцев-беляков в Вологодской области нематодами рода Protostrongylus в 1938 и 1939 гг. *1* — интенсивность инвазии у взрослых зайцев; *2* — интенсивность инвазии у зайцев без разграничения возраста. (Экстенсивность инвазии все время была равна 100%.)

низме хозяина [10, 11], и обусловливает резкое уменьшение зараженности, наблюдаемое в начале лета. В лучшем случае только с конца мая, а чаще с начала июня условия погоды становятся благоприятными для развития яиц и личинок. Так как для развития из внедрившейся в хозяина личинки взрослого червя требуется около 25 дней [6], то при применявшейся методике вскрытий (выявлявшей только взрослых червей) усиление зараженности становилось заметным лишь с июля. В дальнейшем процесс накопления глист должен продолжаться по крайней мере до конца осени.

Из рис. 1 видно, что в Вологодской области в 1938 г. сокращение зараженности отмечалось не только в начале лета, но и до ноября включительно. Это было вызвано исключительной засушливостью лета 1938 г. Так, в июле в районе сбора материала выпало от 0 до 25% месячной нормы осадков, в августе — от 0 до 25% нормы, в сентябре — от 51 до 75% нормы и только в октябре сумма осадков была равна 101—150% месячной нормы. К этому надо добавить, что летом отмечалось заметное повышение температуры. Отклонения от средней месячной температуры были таковы: июнь — 0°, июль +2°, +4°, август +4°, сентябрь +4°. Последнее обстоятельство усилило засушливость лета. Из результатов же экспериментальных работ Завадовского [6] и исследований в полевых условиях Малевича [9] и Шалимова

[1] В 85 км к северу от Вологды.

[13] известно, что высушивание среды весьма губительно сказывается на развитии личинок и особенно яиц трихостронгилид.

Личинки протостронгилид, наоборот, весьма устойчивы по отношению к внешним факторам и, в частности, к низким температурам. Мы провели в Вологодской области серию исследований фекалий зайцев, вытаивающих в апреле — мае из-под снега или извлекаемых из различных горизонтов снегового покрова. Собранные фекалии исследовались по методу Бермана. Обнаруженные личинки подсчитывались по группам: а) двигающиеся, б) неподвижные, но по внешнему виду целые, в) неподвижные и деформированные.

Всего в 17 опытах исследовано 170 катышков кала. Из них извлечены 932 личинки, которые по группам распределялись так: двигающихся — 643 (69%), неподвижных, но внешне неповрежденных — 264 (28%), неподвижных и деформированных 25 (3%). По отдельным про-

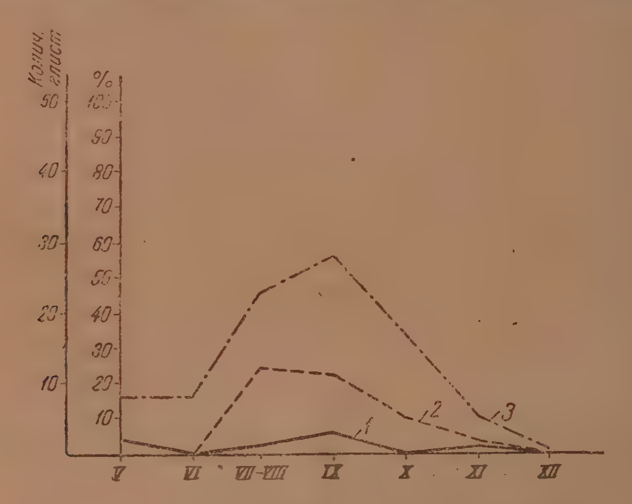


Рис. 3. Сезонные изменения зараженности зайцев-беляков в Вологодской области Cittotaenia pectinata в 1938 и 1939 гг. *1* — интенсивность инвазии у взрослых зайцев, *2* — интенсивность инвазии у молодых зайцев, *3* — экстенсивность инвазии у зайцев без разграничения возраста

бам процент двигающихся личинок варьировал от 24 до 93, неподвижных — от 7 до 53; максимальный процент деформированных личинок был равен 24. Таким образом, в фекалиях перезимовывает значительное количество личинок, и зимой в угодьях происходит постоянное накапливание заразы.

Цикл развития протостронгилид зайцев точно неизвестен. Судя по аналогии с легочными нематодами других млекопитающих (Synthetocaulus, Metastrongylus [3]), интересующие нас паразиты развиваются сложным путем; в качестве промежуточных хозяев у них можно предполагать сухопутных, брюхоногих моллюсков (Шульц, in litt.)[1]. Какова продолжительность периода, в течение которого личинки проходят превращения и достигают инвазионной (для млекопитающих) стадии, точно неизвестно. У относительно близкого вида — Synthetocaulus kochi — он равен 45—50 дням [3]. Можно предполагать, что и в нашем случае этот срок близок к 1—2 месяцам.

---

[1] Мы исследовали в Вологодской области компрессорным путем более десятка брюхоногих моллюсков и во всех случаях обнаружили личинок, внешне вполне сходных с личинками Protostrongylus.

Так как массовый выход личинок из зимних фекалий в северных лесных областях может начаться не ранее середины мая, то только ко второй половине июня угодья будут сильно заражены личинками в инвазионных стадиях. Вместе с тем усиление инвазированности зайцев отмечается только с сентября. Это несоответствие объясняется, по нашему мнению, тем, что интенсивность инвазии определялась по числу взрослых глист, найденных в органах дыхания, и паразиты в стадии личинки, мигрирующие в теле зайца по лимфатическому и кровяному

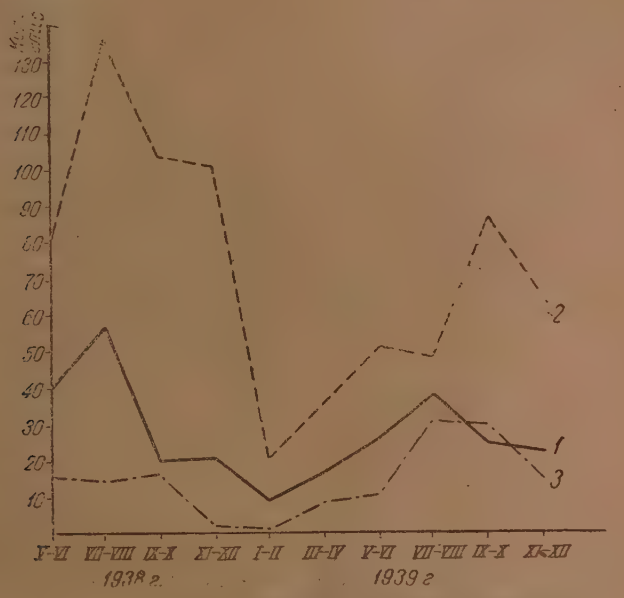


Рис. 4. **Сезонные изменения зараженности зайцев-беляков в Вологодской области цистицерками и ланцетовидными двуустками в 1938 и 1939 гг.** *1* — **экстенсивность инвазии цистицерками,** *2* — **интенсивность инвазии цистицерками,** *3* — **экстенсивность инвазии трематодами**

руслам, естественно, в учет не попадали. Надо допустить, что с момента внедрения в организм зайца инвазионных личинок и до появления в легких червей, видимых невооруженным глазом, проходит несколько более месяца.

Наконец, надо учесть, что ко второй половине лета и началу осени численность промежуточных хозяев, в силу их естественного размножения, возрастает, и движение заразы по эпизоотической цепи становится более обеспеченным.

В свете сказанного становится понятным увеличение инвазированности зайцев взрослыми гельминтами в течение зимы, хотя действительно заражения в это время и не происходит. Зимой наблюдается, так сказать, реализация того заражения личинками, которое происходило беспрерывно все лето и сила которого с ходом лета возрастала (рис. 2).

Временное и незначительное ослабление инвазии, наблюдаемое в ноябре, перед основным осенне-зимним периодом роста зачервленности, связано, по нашему мнению, с тем, что молодые зайцы в этот период не всегда могут быть отличимы от взрослых и в группе «взрослые» (для которых составлены все приведенные графики) попадают частично и сеголетки. Зараженность же последних, как показали наши исследования, бывает значительно меньшей, чем взрослых.

Последующее за зимне-весенним пиком уменьшение инвазированно-

сти вполне понятно. Оно обусловлено в основном отмиранием червей, попавших в зайцев предыдущим летом и доживших до предельного возраста [10, 11]. Допустимо предполагать, что весеннему ослаблению инвазии способствует и переход зайцев с зимней малопитательной и, в частности, маловитаминной пищи на более полноценные, а главное, богатые витаминами зеленые корма. Известно, что снижение витаминозности пищи облегчает инвазию, наоборот, восстановление витаминной части рациона уже само по себе вызывает дегельминтизацию [11, 14].

Второй тип сезонной динамики зараженности, свойственный паразитирующим у зайца-беляка Cysticercus, Cittotaenia и Dicrocoelium (рис. 3 и 4), не требует столь же подробного анализа. Наблюдаемые в этом случае одновершинные кривые с пиком в конце лета вполне объясняются невозможностью инвазии в снежную часть года и наибольшим вероятием заражения в середине лета. Макроскопические исследования, естественно, позволяют установить наибольшую зараженность для несколько более позднего времени. Более быстрое возрастание зараженности, приводящее не к поздне-зимнему, как в предыдущих случаях, а к осеннему пику, определяется менее растянутыми циклами развития Cysticercus и Cittotaenia в зайцах. Непонятным остается лишь быстрое нарастание инвазированности зайцев трематодами, имеющими, как известно, сложный и длительный цикл развития.

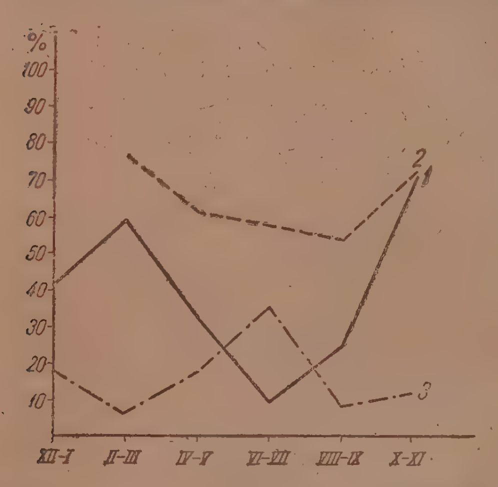


Рис. 5. Сезонные изменения зараженности зайцев-русаков в Орджоникидзевском крае кишечными кокцидиями и власоглавами в 1938 и 1939 гг. *1* — экстенсивность инвазии кокцидиями, *2* — относительная влажность воздуха в 13 часов, *3* — экстенсивность инвазии власоглавами

Основную причину, обусловливающую двухвершинный характер кривых годовой зараженности кокцидиозом, трихоцефалезом и цистицеркозом русака (рис. 5 и 6) и кокцидиозом беляка (рис. 1), мы видим в более эффективном, чем в обоих предшествующих случаях, контролирующем воздействии сезонных особенностей климата. Серией исследований выявлено губительное значение для развития кокцидий во внешней среде низких температур и, особенно, сухости (см., например, Левинсон и Федоров [8]). Зимой заражение, естественно, невозможно, и усиление инвазированности наблюдается весной, по мере повышения температур. Показательно, что в Вологодской области весенний цикл наблюдается в мае — июне, а в Орджоникидзевском крае — уже в феврале — марте. Это отличие понятно, если учесть, что в районе работ на Северном Кавказе (Ставрополь) в феврале температура воздуха и почвы на глубине 10 см близка к 0°, а в марте температура воздуха и почвы уже выше нуля. В Вологодской же области положительная температура воздуха (средняя месячная) наблюдается лишь в апреле. Температура почвы в этом месяце равна 0,5° и только в мае она поднимается до 8,2°.

Высокие температуры и большая влажность субстрата (почвы, подстилки) создают в начале лета благоприятные условия для развития инвазии. Позже условия меняются. Хотя сами по себе температурные

условия не мешают развитию кокцидий, но высыхание почвы и более быстрое иссушение фекалий существенно затрудняют в это время созревание паразитов[1]. Соответственно не требующей особых пояснений специфике климатов Вологодской области и Орджоникидзевского края, снижение инвазии в первом случае наблюдается в июле — августе, а во втором случае — уже в апреле. Повторное усиление инвазированности стоит в связи с улучшением (для кокцидий) климатических условий, заключающимся в повышении влажности воздуха и почвы. Достаточно указать, что в Вологодской области относительная влажность в 13 часов в июле равна 58%, в августе — 63, в сентябре — 69, в октябре — 74; в Орджоникидзевском крае (Ставрополь) в мае — 60, в июне — 60, в июле — 54; в августе — 51, в сентябре — 58, в октябре — 67, в ноябре — 79%.

Более резкие сезонные изменения условий увлажненности субстрата и силы воздействия прямых солнечных лучей в северокавказских степях приводят к тому, что отрицательное влияние летней засухи сказывается не только на кокцидиях, но и на власоглавах и цистицерках. Напомним, что динамика зараженности последним видом северных зайцев-беляков характеризуется одновершинной кривой, без летнего снижения инвазированности.

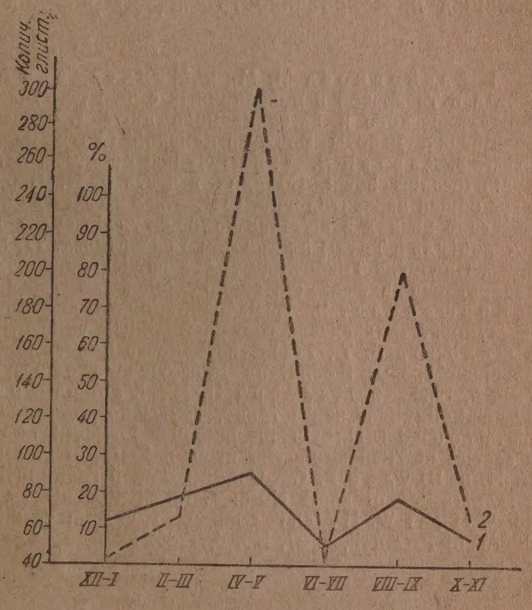


Рис. 6. Сезонные особенности зараженности русаков в Орджоникидзевском крае цистицерками в 1938 и 1939 гг. *1* — экстенсивность инвазии, *2* — интенсивность инвазии

Выводы

Сезонные изменения инвазии во всех рассмотренных случаях в наибольшей степени определяются климатическими условиями, которые эффективно контролируют возможность развития яиц и личинок и время достижения ими заразных стадий. В северной лесной полосе инвазия ограничивается в основном условиями зимней погоды, в связи с чем кривые изменения инвазированности имеют одновершинный характер. Время наступления максимума и минимума у разных видов паразитов в этом случае различно, что связано с характером и длительностью циклов их развития. Мнение Киршенблата [7], что, в силу невозможности в северных областях заражения зимой, «весной, к моменту, когда вновь создаются благоприятные условия для новой инвазии, количество этих червей в кишечнике достигает своего минимума»,— оказывается неправильным не только для кишечных, но и для легочных нематод.

На юге существенное лимитирующее значение имеют, кроме того, условия летней погоды (засуха, высокие температуры). В результате в течение года наблюдаются два максимума (весенний и осенний) и два минимума (зимний и летний). Этот последний вывод подтверждается данными Киршенблата по Закавказью.

[1] О роли сухости см. у Левинсона и Федорова и в цитированной там литературе.

Далее видно, что в северных областях наибольшая инвазированность зайцев суммарно всеми видами паразитов характерна для осени и начала зимы. В это время зараженность легочными и кишечными нематодами уже успевает заметно возрасти, инвазированность цистицерками, Cittotaenia и трематодами еще остается высокой. Наконец, для этого времени характерен второй пик зараженности кокцидиями.

На юге наибольшее заражение наблюдается осенью, когда отмечаются пики инвазированности власоглавами и кокцидиями. Пораженность цистицерками хотя в это время и снижается, но еще не успевает упасть до минимума. Второй максимум замечается весной, когда наибольшая инвазированность характерна для всех трех видов паразитов.

Литература

1. Алейникова М. М. и Менделевич М. М., К изучению дикроцелиоза зайцев в Татарской и пограничных с нею республиках, Ученые записки Казанского зоотехнического и ветеринарного ин-та, т. 49, вып. 2, 1938.— 2. Асписов Д. И, Заяц-беляк, Работы Волжско-Камской охотничье-промысловой биостанции, в. IV. 1936.— 3. Давтян Э. А., К изучению биологии легочного гельминта овец и коз — Synthetocaulus kochi, Сборник в честь К. И. Скрябина, 1937.— 4. Догель В. А., Курс общей паразитологии, 1941.— 5. Завадовский М. М. и Воробьева Е. И. Действие низких и высоких температур на сухие и влажные личинки и яйца трихостронгилид, Труды по динамике развития, т. VI, 1932.— 6. Завадовский М. М. и др., Биология Trichostrongylidae, паразитирующих у копытных животных, Труды лаборатории экспериментальной биологии Московского зоопарка, т. V, 1929.— 7. Киршенблат Я. Д. Закономерности динамики паразитофауны мышевидных грызунов, Ленигрaдский государственный университет, 1938.— 8. Левинсон Л. Б. и Федоров Б. Т., Жизнеспособность ооцист кокцидий в зависимости от условий внешней среды, Бюллетень Московского общества испытателей природы, т. XV, вып. 5, 1936.— 9. Малевич Н. И., К вопросу о заражении копытных личинками Trichostrongylidae через траву, Труды по динамике развития, т. VI, 1931.— 10. Sanderground I. H., On the patential longeviti of various Helmints with a Record for a species of Trichostrongylus in man, Journ. of Parasitol., v. 22, 1929.— 11. Скрябин К. И. и Шульц Р. С., Основы общей гельминтологии, 1940.— 12. Harkema R., The parasites of some North Carolina Rodents, Ecolog. Monogr., v. 6, № 2, 1936.— 13. Wright W. H., The relation of vitamin A dificiency to ascariasis in the dog, Journ. of Parasitol., v. 21, No. 6, 1935.

CONTRIBUTIONS TO THE DYNAMICS OF THE PARASITOLOGICAL FAUNA OF MAMMALS

I. The seasonal character of infection of hares with helminths and coccidia

By S. P. NAUMOV

The Central Laboratory of Biology of Game Mammals and Birds, Moscow

SUMMARY

The present paper is a summary of the results obtained in dissecting 406 Lepus timidus procured in the Vologda and Kirov Districts, and 122 Lepus europaeus procured on Northern Caucasus. It was found that infection of L. timidus with nematodes of the genera Protostrongylus and Trichostrongylus is maximal in the spring and minimal in the middle of summer. Contamination of this hare with Trematodes (Dicrocoelium lanceatum) and with Cestodes (Cittotaenia pectinata, Cysticercus pisiformis) reaches the maximum in the second half of summer while in winter time it is minimal. The infection curves of the L. europaeus with Cysticercus, Trichocephalus and Coccidium have two peaks wits a maximum in spring and autumn. A. similar curve characterizes the dynamics of invasion of L. timidus with coccidia.

The above regularities owe their origin to the peculiarities of biology of the parasites and to the effect of external factors (temperature, moisture) on the free living stages of parasites.

СОДЕРЖАНИЕ

CONTENTS

gen. zool.

К СВЕДЕНИЮ ПОДПИСЧИКОВ

Подписчикам на журналы Академии Наук СССР, не внесшим подписной платы за 2-е полугодие 1944 г. по 1 августа с. г., подписка возобновляться не будет.

Деньги на 2-е полугодие должны переводиться по адресу: Москва, Пушкинская ул., д. 23, Контора «Академкнига», с указанием названия журнала.

Новая подписка не принимается.

«Академкнига»

Ответственный редактор акад. *С. А. Зернов*

Подписано к печати 17/VII 1944 г. Л60167. Печ. л. 4, Учетно-изд. л. 6. Тираж 2000
Цена 8 руб. Зак. 601.

18 типография треста «Полиграфкнига» ОГИЗа при СНК РСФСР,
Москва, Шубинский пер., 10.

Цена 8 руб.

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

1. Зоологический журнал печатает статьи, являющиеся результатом научных исследований, по всем разделам зоологии, преимущественно же по эволюции, систематике, морфологии, экологии, зоогеографии и гидробиологии. **Статьи по фаунистике и посвященные описанию новых форм принимаются лишь в исключительных случаях**, в зависимости от их ценности и новизны.

2. Статьи, присылаемые без предварительного согласования с редакцией, не должны превышать 1 печ. листа (40 000 знаков, включая в этот объем таблицы, рисунки, иностранные резюме и список цитированной литературы).

3. Название статьи должно точно и коротко передавать содержание.

4. **Детально история вопроса**, как правило, излагаться не **должна**. Во введении нужно лишь дать краткую картину состояния вопроса к моменту сдачи статьи в печать.

5. Изложение желательно вести по следующим пунктам: 1. Введение. Постановка вопроса и его положение в литературе.— 2. Методика и материалы.— 3. Описание оригинальных наблюдений или опытов.— 4. Обсуждение полученных данных.— 5. Выводы в виде отдельных, сжато изложенных параграфов.— 6. Список цитированной литературы.— 7. Резюме для перевода на иностранный язык.

6. Рукописи должны быть переписаны без помарок и исправлений на машинке на одной стороне листа (первый оттиск, а не после копировальной бумаги) на бумаге, допускающей правку чернилами, с двойным интервалом между строками и полями с левой стороны не менее 3 см, а с правой ½ см. Страницы рукописи должны быть перенумерованы. В заголовке статьи должно быть указано, откуда она исходит. К статье должен быть приложен точный адрес и имя и отчество автора.

7. Латинский текст среди русского вписывается или на машинке или от руки разборчивым (печатного типа) почерком.

8. Сокращения слов допускаются лишь такие, которые приняты в Большой и Малой советских энциклопедиях. Например, сокращения мер таковы: кг; г; мг; л; км; м; м³; см³; мм.

9. После переписки на машинке рукопись должна быть тщательно выверена автором и исправлена чернилами (не красными).

10. Цифровые материалы надо, по возможности, выносить в сводные таблицы. Таблицы печатаются на машинке на отдельных листах бумаги и размещаются после первого упоминания таблицы в тексте. Каждая таблица имеет свой порядковый номер и заглавие, указывающее на ее содержание. **Сырой статистический материал не печатается.**

11. Диаграммы не должны дублировать данных, приведенных в таблицах. Каждый рисунок должен быть подклеен на особый лист бумаги с полями, на которых должно быть обозначено: название журнала, автор, название статьи и номер рисунка. Надписи на рисунках должны быть сделаны крупно и четко в расчете на уменьшение при изготовлении клише.

12. Иллюстрации (диаграммы и фотографии) должны быть пригодны для непосредственного цинкографического воспроизведения (фотоконтрастные, чертежи — черной тушью пером, тени — при помощи точек или штрихов). Желательно, чтобы рисунки были на ⅓ больше, чем они должны быть в печати.

13. Объяснительные подписи ко всем рисункам должны быть на особом листе в порядке нумерации рисунков. Место рисунков в тексте указывается карандашом на полях рукописи.

14. Первое упоминание в тексте и таблицах названий вида животного приводится по-русски и по-латински. Например, водяной ослик (Asellus aquaticus L.). При дальнейших упоминаниях, если данный вид имеет русское название, приводится лишь русское название, если же русского названия нет, то первая буква рода и видовое название по-латински. Например, A. mellifera или A. m. ligustica (для подвидов).

15. Ссылки на литературу в тексте приводятся так: Северцов, 1914, или Браун (Brown), 1914. При первом упоминании иностранного автора в скобках приводится его фамилия в латинском написании, затем фамилия пишется по-русски.

16. Список литературы должен содержать лишь цитированные в статье работы русских и иностранных авторов, располагаемых в порядке русского алфавита (пример: автор, инициалы автора, название статьи, сокращенное название журнала, том, выпуск, страница; издательство или место издания, год).

17. Русский текст для резюме на иностранном языке (перевод делается в редакции) не должен превышать ⅕ текста всей статьи и по возможности снабжаться переводами специальных терминов и указанием, на какой иностранный язык автору желательно сделать перевод.

18. Без выполнения указанных условий рукописи к печати не принимаются.

19. Редакция Зоологического журнала оставляет за собой право производить сокращения и редакционные изменения рукописей.

20. Авторам предоставляется 25 оттисков их статей бесплатно.

21. Статьи и всю переписку следует посылать по адресу: **Москва, ул. Герцена, д. № 6**, Институт зоологии МГУ, редакции Зоологического журнала.